ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE

DE

BUITENZORG.

PUBLIÉES PAR

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,
Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.
Directeur du Jardin.

(Volume XX.)

DEUXIÈME SÉRIE.

VOLUME V.



LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CI-DEVANT
E. J. BRILL
LEIDE — 1906.

IMPRIMERIE ci-devant E. J. BRILL. — LEIDE.

TABLE DES MATIÈRES.

BOTANISCHE UNTERSUCHUNGEN AUS BUITENZORG. I.

Von

HANS WINKLER.

(Mit Tafel I).

1. Ueber den Blütendimorphismus von Renanthera Lowii Rchb. fil.

So häufig ein Dimorphismus der Blüten bei gewissen Pflanzenfamilien, wie z. B. bei den Compositen, ist, so selten ist er bei den Orchideen, trotz der ungeheuer grossen Formenmannigfaltigkeit, die grade diese artenreiche Familie sonst in der Blütengestaltung bietet. Um so auffälliger und interessanter sind die wenigen Fälle, die sich doch auch bei Orchideen finden, und da wir über die Biologie dieser dimorphen Orchideen-Blüten noch sehr wenig wissen, so rechtfertigt sich vielleicht ein näheres Eingehen auf einen Fall, den ich gelegentlich meines Aufenthaltes in Buitenzorg beobachten konnte.

Vorher sei ganz kurz erwähnt, was, soweit mir die Litteratur bekannt ist, über dimorphe Orchideen-Blüten angegeben wird.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse wol bei gewissen Arten von Odontoglossum, Oncidium und Ionopsis, wo die Infloreszenzen ausser einigen wenigen normalen Blüten noch eine grössere Anzahl winziger grüngefärbter Blüten entwickeln. Pfitzer, der (882, p. 77) die erwähnten Gattungen näher untersuchte, fand, dass die kleinen Blüten rudimentär entwickelt und wahrscheinlich völlig steril sind, da sich, wenigstens bei

Oncidium ornithocephalum, auch bei mikroskopischer Untersuchung ausser einer kleinen, als Fruchtknoten-Rudiment zu deutenden Höhle im Blütenstiel, keine Spur von Sexualorganen constatiren lässt.

Bei den anderen Vorkommnissen dimorpher Orchideen-Blüten handelt es sich, mit Ausnahme des eingehend zu behandelnden Falles von Renanthera Lowii, um verschiedenartige Ausbildung in erster Linie der Sexualorgane. Dabei können die Perigone gleich gestaltet sein, wie bei Vanda teres Ldl. und Oncidium zebrinum Rchb. f. (Reichenbach 852, p. 32), wo die dimorphen Blüten lediglich in der Ausbildung der Gynostemien sich von einander unterscheiden, oder es können sowol die Sexualorgane als auch die Blütenhüllen verschieden geformt sein. In geringem Grade trifft das nach Hallier (896, p. 316) für Bolbophyllum mirabile Hallier f. zu, in sehr starkem Maasse für Cycnoches und vor allem für Catasetum. Bei dieser letzteren Gattung kommen sogar trimorphe Blüten vor: eine rein weibliche, als Monachanthus beschriebene Form mit rudimentären Pollinien, eine Zwitterform, die als Myanthus, und eine männliche, die als Catasetum im engeren Sinne bezeichnet wurde. (Näheres darüber und Abbildungen bei Darwin 877, p. 165 und Pfitzer 889, p. 160). Hier sind die drei Blütenformen, die gelegentlich alle drei zusammen auf ein- und demselben Stocke vorkommen sollen, so verschieden gestaltet, dass sie erst in drei verschiedene Gattungen eingereiht wurden, ehe durch Lindley, Schomburgk und Darwin ihre Zusammengehörigkeit und der Trimorphismus entdeckt wurden [1]).

Nicht minder merkwürdig ist nun der Blütendimorphismus von Renanthera Lowii Rchb. f., wo die Befruchtungsorgane zwar in allen Blüten völlig gleich, die Blütenhüllen der zwei obersten Blüten eines jeden Blütenstandes aber durchaus verschieden von denjenigen aller anderen Blüten ausgebildet sind.

Die Pflanze wurde von Lindley in Gardeners Chronicle 1847,

1) Doch soll es sich nach einer bei Knuth (904, p. 207) citirten Angabe von Rolfe auch hier nur um einen Dimorphismus handeln: die Myanthus-Form soll als weibliche Blüte zu Catasetum barbatum Lindl. gehören.

p. 239 als Vanda Lowei beschrieben. Reichenbach fil. (858, p. 89) erkannte ihre Zugehörigkeit zu der Gattung Renanthera, erwähnt aber in der Originaldiagnose an der citirten Stelle noch Nichts von dem Dimorphismus, wol, weil ihm nur ein Teil des bis zu 4 m. lang werdenden und bis zu 80 Blüten tragenden Blütenstandes vorlag, und wie bereits erwähnt, immer nur die beiden obersten Blüten anders als die anderen ausgebildet sind. Nach Lemaire (864) wurde der Dimorphismus zuerst vom Grafen de Gomer, Verschaffelt und Lemaire entdeckt, als die Pflanze 1864 zum ersten Male in Europa im Orchideenhause des Grafen de Gomer zu Amiens blühte. Doch gibt Batemann (864) an, dass auch Reichenbach schon nicht nur die Zwiegestaltigkeit der Blüten entdeckt, sondern auch constatirt habe, dass die Sexualteile in beiden Blütenformen absolut gleich seien, der Dimorphismus also mit dem getrennten Vorkommen von männlichen und weiblichen Blumen Nichts zu tun habe. Seitdem ist die Pflanze noch mehrfach in europäischen Gewächshäusern zur Blüte gekommen (vgl. Wittmack 898, p. 108).

Ein Habitusbild des ganzen Gewächses findet sich in Band 47 der Gartenflora, 1898, p. 108, eine leidliche bunte Tafel in Band 11, 1864, der Illustration horticole, Tafel 417, und im Botanical Magazine, Tafel 5475, Nov. 1864. Eine Copie nach letzterer gibt Pfitzer (889, p. 71). Exact ist aber leider keine der erwähnten Abbildungen, weder was die Farbengebung, noch was die Wiedergabe der Gestaltungsverhältnisse anbelangt.

Über die biologische Bedeutung dieses auffallenden Dimorphismus ist bisher Nichts bekannt. (Die Vermutungen von Stein (898, p. 108) darüber, die sich auf die Beobachtung eines in Breslau cultivirten Exemplars gründen, sind irrig). Ich benutzte daher, als im November 1903 mehrere Stöcke der Renanthera Lowii in Buitenzorg zu blühen begannen, die Gelegenheit, einige Beobachtungen und Versuche darüber anzustellen, deren Ergebnisse im Folgenden kurz mitgeteilt werden sollen.

Die Pflanze, die aus Borneo stammt und zur Unterfamilie der Aerideen gehört, gedeiht im Orchideen-Quartier des botanischen Gartens in Buitenzorg sehr gut; sie ist ein Epiphyt. In

Buitenzorg wird sie unter dem Namen Arachnanthe Lowii (Rchb. f.) J. J. Sm. cultivirt. Die Blütezeit begann Anfang November, und ich konnte an drei Individuen insgesammt 11 Blütenstände beobachten. Diese sind traubig, langherabhängend und sollen bis 4 m. lang werden (Batemann 864); der längste, den ich beobachtete, war 290 cm. lang. Er trug 38 Blüten, die durch Internodien von 5—6,5 cm. Länge von einander getrennt waren. Zwischen den beiden obersten Blüten war ein Abstand von 6,5 cm., zwischen der zweiten und dritten ein solcher von 17 cm. Es ist das durchaus die Regel, dass zwischen die beiden oberen und die Masse der unteren Blüten ein erheblich längeres Internodium eingeschoben ist als zwischen je zwei der anderen Blumen, und wie bereits bemerkt, es bestehen auch nach Färbung und Form grosse Unterschiede zwischen den durch das lange Zwischenstück von einander geschiedenen Blüten.

Bei den beiden obersten Blüten sind die Petala breiter und kürzer als bei den anderen; ihre Grundfarbe ist ein *lebhaftes Schwefelgelb*, in das *rote* Tupfen eingestreut sind, während die *weisslich-gelbliche* Grundfarbe der anderen Blüten unter zahlreichen *braunen* Tupfen fast verschwindet. Die *Stellung* aller Teile ist bei beiden Blütenformen dieselbe, und das *Labellum* ist in Bau, Färbung und Grösse ebenfalls bei beiden Blütenformen *völlig gleich. Ebenso die Sexualorgane.*

Es ist also richtig, dass, wie schon von Reichenbach fil. constatirt wurde, kein Unterschied in den Befruchtungsorganen beider Blütenarten besteht, und wenn Stein (898, p. 108) bei dem von ihm untersuchten Breslauer Exemplar in den beiden Vorblüten nur „rudimentäre Staubgefässe", in den anderen dagegen „kräftigst ausgebildete Pollenmassen" fand, so beruht das offenbar auf einer Zufälligkeit oder einer ungünstigen Einwirkung der Cultur. Bei den Buitenzorger Pflanzen waren auch die männlichen Sexualorgane der Vorblüten durchaus normal entwickelt.

Die beiden obersten Blüten, die ich der Kürze halber im Folgenden nach ihrer Grundfarbe immer als „gelbe", die anderen als „weisse" bezeichnen werde, riechen sehr stark; der Geruch

erinnert an den Duft von Lycaste aromatica. Die weissen Blüten sind gänzlich duftlos. — Durch diesen sehr starken Duft und die leuchtend gelbe Farbe ihrer breiten Petala werden die beiden oberen Blüten entschieden erheblich auffälliger als die anderen, und es ist daher wol auch wieder auf Rechnung der in der Gewächshauscultur nicht ganz normalen Entwickelung der Pflanze zu schreiben, wenn Stein (l. c.) die gelben Blüten als unscheinbar gegenüber den weissen bezeichnet.

Auf Grund der im Folgenden dargelegten Versuche und Beobachtungen scheint es mir nun wahrscheinlich zu sein, dass die beiden gelben Blüten in erster Linie die Anlockung der Bestäubungsvermittler auch für die weissen Blüten mit zu besorgen haben, dass also zwischen den beiden dimorphen Blütenformen unsrer Renanthera in biologischer Hinsicht ähnliche Beziehungen bestehen wie etwa zwischen den Rand- und Scheibenblüten bei vielen Compositen. Nur muss ich es dahingestellt sein lassen, ob der Duft oder die Farbe das Hauptmittel der Anlockung darstellen. Darüber liess sich Nichts ermitteln, da in Buitenzorg offenbar die geeigneten Bestäuber fehlen: keine von den vielen Hundert Blüten, die ich beobachtete, setzte spontan Frucht an. Auch Knuth (904, p. 214), der die Pflanze 1898 in Buitenzorg in Blüte sah, konnte keinerlei Insektenbesuch feststellen.

Wenn unsre Annahme, dass die gelben Blüten Lockorgane für den ganzen Blütenstand darstellen, zutreffen soll, so ist natürlich erste Vorbedingung, dass sie während dessen ganzer Blütezeit in unveränderter Frische erhalten bleiben. Da nun die Blüten erst nacheinander, im Allgemeinen in Intervallen von etwa $^1/_2$—2 Tagen aufbrechen und bis zu 80 Blüten an einer Traube vorhanden sind, so wird damit eine ziemlich lange Blütedauer vorausgesetzt. Eine solche ist ja nun bekanntlich bei vielen, besonders grossblütigen tropischen Orchideen vorhanden; immerhin sind, soweit meine Erfahrungen reichen, doch gewöhnlich an reichblütigen Inflorescenzen die zuerst aufgeblühten Blumen schon verwelkt, wenn die letzten noch gar nicht aufgebrochen sind. Und da meistens wie bei Renanthera

Lowii auch, die Aufblühfolge eine derartige ist, dass die zuerst angelegten Blüten auch zuerst aufbrechen [1]), so sind gewöhnlich gerade die obersten Blüten entgegen unsrer Voraussetzung schon verwelkt, ehe alle andern offen sind.

Nun ist auch die Dauer der Anthese bei den weissen Renanthera-Blüten keine sehr lange. Wenn sie nicht bestäubt werden, so vertrocknen sie nach einer individuell, für jeden Stock verschiedenen Anzahl von Tagen (— bei dem einen der buitenzorger Exemplare waren es durchschnittlich 7, bei dem anderen 11, bei dem dritten 13 Tage —) und fallen ab, längst ehe die jüngsten Knospen am Ende der Traube aufgebrochen sind. Werden sie befruchtet, so persistiren die Corollen länger, wie das auch sonst bei Orchideen häufig der Fall ist (vgl. Beer 863, p. 21), vertrocknen aber doch schliesslich auch nach einigen Wochen und sind in diesem verwelkten Zustande an der reifenden Frucht vorhanden.

Anders die gelben Blüten. Sie bleiben — unbestäubt — wochenlang offen und halten sich unverändert frisch, wenn auch die letzte weisse Blüte schon verwelkt ist. Dabei behalten sie auch während ihrer ganzen Blütezeit den starken aromatischen Duft bei.

Es war nun von Interesse zu untersuchen, wie sie sich bei Bestäubung verhalten, ob sie überhaupt fertil sind, ob nur mit dem eignen Pollen oder dem einer andern gelben oder nur mit dem einer weissen Blüte, und ob ihre Corollen auch nach erfolgreich vorgenommener Befruchtung und während der Fruchtbildung erhalten bleiben. Sind ja doch auch für Orchideen Fälle bekannt, wo bei an sich langer Dauer der Anthese die Bestäubung ein sehr beschleunigtes Welken der Blütenhülle zur Folge hat. Wenn die Annahme, dass in unseren Falle die gelben Blüten Lockmittel auch für die weissen sind, richtig war, dann mussten sie aber auch nach der Bestäubung unverändert per-

---

1) Doch ist diese Regel nicht ohne Ausnahme. So constatirte ich bei einer Aerides spec. vom Pangerango, dass die *mittleren* Blüten des traubigen Blütenstandes zuerst sich öffneten. Von ihnen aus schritt die Aufblühfolge basal- und apicalwärts gleichmässig fort.

sistiren, was entweder dadurch erreichbar ist, dass die Bestäubung keine Befruchtung oder wenigstens keine Samen- und Fruchtbildung bewirkt, oder dadurch, dass die erfolgte Befruchtung weder die Dauer der Anthese verkürzt noch Farbe, Form, Duft und Frische der Corolle irgendwie ungünstig beeinflusst.

Um diese Fragen zu entscheiden, nahm ich am 28. November 1903 alle zwischen den gelben und weissen Blüten möglichen Bestäubungscombinationen vor. Es wurden also bestäubt *a*) *die gelben Blüten* — 1.) mit ihrem eignen Pollen, 2.) mit dem der andern *gelben* Blüte derselben Traube, 3.) mit dem einer gelben Blüte einer andern Infloresceenz desselben und 4.) eines anderen Stockes, 5.) mit dem Pollen einer *weissen* Blüte derselben Traube, 6.) eines anderen Blütenstandes desselben und 7.) eines anderen Individuums, *b*) *die weissen Blüten* — 8.) mit ihrem eignen Pollen, 9.) mit dem einer andern *weissen* Blüte derselben Traube, 10.) einer andern Traube desselben und 11.) eines andern Stockes, 12.) mit dem Pollen einer *gelben* Blüte derselben Inflorescenz, 13.) eines andern Blütenstandes desselben und 14.) eines anderen Individuums.

Alle diese vierzehn möglichen Bestäubungsarten erwiesen sich als erfolgreich. Schon am Tage nach der Bestäubung zeigten sich die ersten Folgen. die in einem beginnenden Zuwachsen der Narbengrube bestanden. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung zeigte es sich dann, dass *dem Dimorphismus der Blüten bis zu einem gewissen Grade ein Dimorphismus der Früchte entspricht.* Die aus dem Fruchtknoten der gelben Blüten hervorgegangenen Früchte sind nicht nur kürzer (durchschnittliche Länge 7,5 cm. [1])) als die Früchte der weissen Blüten (durchschnittliche Länge 9,5 cm. [1])), sondern auch darin zeigte sich eine Differenz, dass auf den ersteren die gelbe, immer noch lebhaft duftende Corolle in fast unveränderter Frische und Form darauf sass, während letztere nur noch die fast gänzlich vertrockneten zusammengefalteten Reste der weissen Blütenhüllen

1) Als am 20. Januar 1904 die Früchte, noch längst nicht ausgereift, aber mit dem Längenwachstum augenscheinlich zu Ende gekommen, abgenommen werden mussten.

trugen. Allerdings schien ein beginnendes Welken der Petala-Spitzen auch bei den gelben Blüten darauf hinzudeuten, dass sie ebenfalls im Laufe der nächsten Woche vertrocknet wären, aber so viel ist doch sicher, dass sie sich, gleichgiltig ob sie befruchtet wurden oder nicht, ganz erheblich länger in Form, Farbe und Duft unverändert frisch erhalten, als die weissen Blüten, und sicher so lange, bis die letzte der duftlosen Blüten ihrer Inflorescenz abgeblüht hat. Die Vermutung, dass sie als Lockblüten für den ganzen Blütenstand, auch wenn dieser 30 und mehr sich nach einander öffnender Blüten trägt, dienen mögen, wird zweifellos durch diese Beobachtung gestützt. — Es sei noch erwähnt, dass die Entwickelungsstufe der Samenknospen in beiderlei Früchten die gleiche war.

Ein solch langes unverändertes Persistiren der Corollen nach erfolgter Bestäubung ist auch bei Orchideen eine grosse Seltenheit. Bei unseren einheimischen Formen und auch bei der grossen Mehrzahl der tropischen, vertrocknen sie bei beginnender Fruchtentwicklung bis zum Grunde; bei einigen wenigen anderen tropischen Arten aber erhalten sie sich mehr oder weniger lange. So bei Arten von Promenaea und Zygopetalum (Beer 863, p. 21 und Taf. V, Fig. 9, Taf. VI, Fig. 4). Gewöhnlich aber vergrünen die Perianthkreise dabei.

Ein besonders schönes Beispiel für den letzteren Fall, das bei dieser Gelegenheit angeführt sei, beobachtete ich bei Phalaenopsis violacea Teijsm. et Binn., von der die prächtige var. alba (Teijsm. et Binn. 862, p. 321) in Buitenzorg in zahlreichen Exemplaren vorhanden war. Ihre wachsartig glänzenden, weiss- und violettgefärbten Blüten haben eine sehr lange Dauer (7—8 Wochen nach Witte 861, p. 130; ich beobachtete als Maximum 35 Tage), *wenn sie nicht befruchtet werden.* Tritt Letzteres ein, so erfolgt nicht nur innerhalb der nächsten 2—3 Tage eine Farbenänderung der ganzen Blütenhülle, indem diese allenthalben ergrünt und der violette Farbstoff in den Sepalen (aber nicht im Gynostemium) verschwindet, sondern es treten auch Wachstumserscheinungen auf, die zu einer Stellungsänderung und geringer Grössen- und Dickenzunahme des vergrünten

Perianthes führt. In diesem Zustande persistirt die Blütenhülle offenbar bis zur Fruchtreife, die sehr lange Zeit erfordert; bei der ältesten noch lange nicht reifen Frucht, die ich sah, und die 8 Monate alt war, war sie noch frisch und grün. Mit der nachträglichen Vergrünung und Vergrösserung der Blütenblätter sind übrigens auch kleine anatomische Aenderungen verbunden, auf die indessen an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden soll [1]).

Dieses Persistiren in toto und nachträgliche mit Wachstumserscheinungen verbundene Ergrünen der Corolle kommt meines Wissens ausserhalb der Familie der Orchideen nicht oder, wie der bei Chrysanthemum frutescens beschriebene Fall (Winkler 901) zeigt, nur ausnahmsweise vor. Während aber in dem letzterwähnten Falle die Ursache der nachträglichen Umwandlung unbekannt ist, kann man dafür bei den erwähnten Orchideen wol den Befruchtungsreiz und Correlationen mit dem sich zur Frucht entwickelnden Fruchtknoten als auslösende Momente ansprechen. —

Die eben beschriebene Erscheinung, dass bei der Fruchtentwickelung die Corolle persistirt, pflegt, wo sie vorhanden ist, für die betreffende Species durchaus constant und für alle Blüten gültig zu sein. Wir haben gesehen, dass sie bei Renanthera Lowii nur für die gelben Blüten gilt und das in Zusammenhang gebracht mit deren für die Bestäubungsvermittlung nötiger längerer Dauer. Es liess sich nun aber auch noch nachweisen, dass die gelben Blüten nicht nur eine längere Dauer als die weissen, sondern auch eine *grössere Widerstandsfähigkeit gegen gewisse Schädigungen* besitzen als diese.

Ich fand nämlich, dass auf die Blüten mancher Orchideen der Pollen gewisser anderer Arten als Gift wirkt. Fritz Müller

1) Bei anderen Arten der Gattung Phalaenopsis kommt, so weit ich das untersuchen konnte, dies Persistiren der Blütenhülle nicht vor, auch nicht, wie nebenbei bemerkt sei, wenn sie erfolgreich mit dem Pollen von Ph. violacea bestäubt wurden. So vertrocknen bei Ph. amabilis, Ph. amabilis Sanderiana, Ph. cornu cervi, Ph. esmeralda var. regneriana, Ph. hebe nach erfolgter Bestäubung die Blütenhüllen ziemlich bald und fallen ab oder bleiben im verwelkten Zustande an der schwellenden Frucht haften.

(868, p. 113) hatte für die Blüten einiger brasilianischer Orchideen aus den Gattungen Burlingtonia, Gomeza, Notylia, Oncidium und Stigmatostalix constatirt, dass für sie der Pollen derselben Blüte, nicht aber fremder Pollen andrer Arten giftig war. Als ich nun den Einfluss der Fremdbestäubung auf das Persistiren der Corolle von Phalaenopsis violacea prüfte, fand ich, dass auch hier der Pollen vieler andrer Orchideen (Aerides spec., Calanthe veratrifolia, Dendrobium crumenatum, D. moschatum, Phajus Blumei, Renanthera Lowii, Selenipedilum candidum, Vanilla planifolia) und Dicotylen (Begonia, Hibiscus u. a.) wirkungslos ist, dass aber die, wie erwähnt, sonst wochenlang persistirende Blüte schon nach 24 Stunden vergilbte und abfiel, wenn sie mit Pollen von Cattleya labiata bestäubt wurde. Leider fehlte es mir an Material, von allem von Cattleya labiata, um die interessante Erscheinung genauer verfolgen zu können. Ich konnte nur noch constatiren, dass die Giftwirkung schon eintritt, wenn man den Pollen nur sechs Stunden auf der Narbe lässt und dann wieder entfernt, dass Pollen, der ein paar Mal in Wasser auf einem Deckgläschen aufgekocht war, nicht mehr giftig wirkt, und dass ebensowenig irgend eine Wirkung auf die Blüte ausgeübt wird, wenn der Pollen anstatt auf die Narbe in eine zu diesem Zwecke in eine der fleischigen Blumenblätter gegrabene Wundhöhle eingebracht wird.

Bei entsprechenden Versuchen, die ich daraufhin in grosser Anzahl mit Renanthera Lowii anstellte, und wobei sehr zahlreiche Orchideen-Arten und andre Pflanzen geprüft wurden, stellte es sich heraus, dass nur der Pollen von Selenipedilum candidum eine deutliche schädigende Wirkung ausübte, *aber nur auf die weissen Blüten.* Diese, die sonst mindestens eine Woche frisch blieben, welkten bereits zwei Tage nach der Bestäubung mit Pollen von Selenipedilum candidum ab. Auf die gelben Blüten dagegen hatte keine der geprüften Pollensorten, auch nicht der von Selenipedilum candidum, einen irgendwie erkennbaren, schädigenden Einfluss.

Die gelben Blüten der Renanthera Lowii haben also nicht nur eine erheblich längere Blütezeit als die weissen, sondern

auch eine stärkere Widerstandsfähigkeit gegen die schädigende Wirkung einer eventuellen Fremdbestäubung. Es ist, als ob der Pflanze sehr viel daran gelegen sei, die gelben Blüten unter allen Umständen bis zum Verblühen der letzten weissen Blüten zu erhalten, und dieser Umstand scheint mir, besonders auch bei Berücksichtigung der auffälligeren Färbung der gelben und der Duftlosigkeit der weissen Blüten, wol vereinbar mit der Annahme, dass ersteren die Rolle von Lockorganen für den ganzen Blütenstand zukommt.

Freilich bleibt auch mit dieser Annahme die Hauptsache, nämlich die *Ursache* des auffälligen Dimorphismus, unerklärt. Wenn man sich auch in solchen Fällen von Blütendimorphismus, wie er bei Compositen oder etwa bei Viburnum opulus vorliegt, das Auftreten verschiedenartiger Blüten durch Gründe der Raum- und Materialersparnis begreiflich zu machen suchen kann, so versagt eine solche Erklärung in unserem Falle doch auch. Es ist vom Nützlichkeitsstandpunkte durchaus nicht einzusehen, warum nicht lauter gelbe, duftende Blüten an der Inflorescenz von Renanthera Lowii entstehen; denn auch der Farbengegensatz zwischen den beiderlei Blüten kann nicht als die Schauwirkung erhöhendes Moment in Betracht kommen, da der Abstand zwischen den Einzelblüten viel zu gross ist. Es wäre wol nutzlos, sich auf Speculationen über die möglichen Gründe und die Entstehungsweise [1]) des geschilderten Dimorphismus einzulassen, und so müssen wir uns vorderhand damit bescheiden, in diesem eine jener Seltsamkeiten zu erblicken, wie sie uns die überreiche Tropennatur in so unerschöpflicher Fülle darbietet.

---

1) Anmerkungsweise sei hier darauf hingewiesen, dass Reichenbach (858, p. 91) von Renanthera matutina Ldl. angibt, ihre Blüten seien zuerst schön blutrot gefärbt, ihre Farbe gehe aber allmählich in gelblich-zinnober über. Wie die (bunte) Tafel 35 zeigt, tritt dieser Farbenwechsel lange vor dem Welken ein. Hier haben wir also bei einer verwandten Art an ein- und derselben Blüte *nacheinander* eine ganz ähnliche Farbendifferenz, wie wir sie bei Renanthera Lowii *nebeneinander* bei verschiedenen Blüten an demselben Blütenstande finden.

LITTERATUR.

J. Bateman (864), Renanthera Lowii Rchb. fil. Botan. Magaz. T. 5475. Nov. 1864.

J. G. Beer (863), Beiträge zur Morphologie u. Biologie der Familie der Orchideen. Wien 1863.

Ch. Darwin (877), Die verschied. Einrichtungen, durch welche Orchideen v. Insekten befruchtet werden. Uebers. v. J. V. Carus. 2. Aufl. Stuttgart 1877.

H. Hallier (896), Neue u. bemerkenswerte Pflanzen aus d. malayisch-papuanischen Inselmeer. Ann. du Jardin de Bot. Buitenzorg. Bd. 13. 1896. p. 316—318.

P. Knuth (904), Handbuch der Blütenbiologie. III. Bd. 1. Teil. Herausgeg. v. Appel u. Loew. Leipzig 1904.

Ch. Lemaire (864), Vanda Lowii. Illustration horticole. Bd. 11. 1864. pl. 417.

Fr. Müller (868), Notizen über d. Geschlechtsverhältnisse brasilianischer Pflanzen. Botan. Zeitung Bd. 26. 1868. p. 113—116.

E. Pfitzer (882), Grundzüge einer vergleichenden Morphologie d. Orchideen. Heidelberg 1882.

—— (889), Orchidaceae. In *Engler-Prantls* Natürl. Pflanzenfamilien II. Teil. 6. Abteil. Leipzig 1889, p. 52—220.

H. G. Reichenbach (852), De pollinis Orchidearum genesi ac structura et de orchideis in artem ac systema redigendis. Lipsiae 1852.

—— (858), Xenia orchidacea. I. Leipzig 1858.

B. Stein (898), Gartenflora Bd. 47. 1898. p. 108—109.

J. E. Tijsmann et S. Binnendijk (862), Plantae novae in horto bogoriensi cultae. Natuurk. Tijdschrift voor Nederl. Indië. Bd. 24. 1862, p. 305—332.

H. Winkler (902), Ueber d. nachträgliche Umwandlung v. Blütenblättern u. Narben in Laubblätter. Berichte d. deutschen botan. Gesellschaft. Bd. 20. 1902, p. 494—501.

H. Witte (861), Phalaenopsis violacea Hort. bogor. Flore des Jardins du Royaume d. Pays-Bas. Bd. 4. 1861, p. 129—131.

L. Wittmack (898), Verschiedene Blüten an Renanthera Lowii. Gartenflora Bd. 47. 1898, p. 109—110.

---

2. Ueber Nodienstreckung bei Callicarpa.

Bekanntlich besitzen bei vielen Pflanzen die Seitenzweige in ihrer Gestaltung gewisse Besonderheiten, deren die orthotropen Sprosse entbehren. Besonders ist das dann der Fall, wenn die orthotropen Sprosse radiär, die seitlichen dorsiventral sind. Aber auch wenn die Differenz in der Ausbildung der beiden Zweigarten nicht so weit geht, lassen sich doch gewisse Unterschiede zwischen den Haupt- und Seitenzweigen, vor allem in der Ausbildung der Blätter, auch bei solchen Gewächsen constatiren, die nur radiäre Sprosse besitzen. Sie äussern sich im Wesentlichen — bei decussirt beblätterten Pflanzen, auf die allein es uns hier ankommt — in einer mehr oder weniger stark aus-

geprägten Anisophyllie der verticalen und einer Asymmetrie der lateralen Blattpaare [1]) (Nordhausen 901 und die hier citirten Arbeiten Wiesners), während die Blätter der orthotropen Sprosse durchaus paarweise gleichgross und symmetrisch ausgebildet sind. Im Allgemeinen finden sich derartige Beeinflussungen der Blätter lateraler Zweige nur bei solchen Gewächsen, die nicht dazu befähigt sind, durch Internodiendrehung oder Blattstielkrümmungen ihre an sich decussirt angeordneten Blätter in eine secundäre zweizeilige Stellung zu bringen.

Nun fand ich an mehreren im Verbenaceen-Quartier des botanischen Gartens zu Buitenzorg (XI G) cultivirten Callicarpa-Arten, dass bei ihnen an den Seitenzweigen zu den bereits erwähnten Erscheinungen, der Anisophyllie der verticalen und der Asymmetrie der lateralen Blattpaare, eine weitere, an den orthotropen Trieben derselben Pflanzen fehlende Eigentümlichkeit auftritt, auf die, soviel ich sehe, bisher noch nicht hingewiesen wurde, weder bei Callicarpa, noch bei irgend einer anderen Pflanze, und die ich als *Nodienstreckung* bezeichnen möchte. Sie besteht im Wesentlichen darin, dass an den Seitenzweigen die Blätter derjenigen Blattpaare, deren Symmetrie-Ebene vertical steht, mehr oder weniger weit auseinanderrücken, sodass ihre Stielbasen schliesslich nicht mehr einander gegenüber inserirt, sondern durch ein oft sehr langes Zwischenstück von einander getrennt sind.

Von den zahlreichen Callicarpa-Arten, die in Buitenzorg cultivirt werden, zeigten nur zwei, Callicarpa hexandra T. et B. und eine unbestimmte Art von Boeroe, Nodienstreckung. Beide Arten sind stattliche Bäume und, wie die Mehrzahl der Verbenaceen, decussirt beblättert. Von der Species von Boeroe waren mehrere junge Exemplare vorhanden, an denen die Verhältnisse besonders deutlich erkennbar waren.

Die orthotropen Sprosse tragen, wie die anderen Callicarpa-Arten durchgängig, isophylle Paare völlig symmetrischer Blätter

---

1) »Verticale Blattpaare« sollen der Kürze halber im Folgenden diejenigen Blattpaare genannt werden, deren Symmetrieebene vertical steht, »laterale Blattpaare« die beiden zu einem Wirtel gehörigen flankenständigen Blätter.

in ungestörter Decussation. Auch die lateralen Blattpaare der plagiotropen Zweige sind isophyll, und ihre Blätter sind in genau gleicher Höhe einander gegenüber inserirt. Aber sie unterscheiden sich von den Blättern der Hauptsprosse durch ihre Asymmetrie: ihre Spreite setzt ein wenig schief an den Stiel an, und zwar läuft ihre (physikalisch) obere Hälfte ca. 2 mm. (am ausgewachsenen Blatte) weiter am Stiel herunter als die untere. Überdies ist sie etwas breiter als letztere, und zwar derart, dass bei einer Maximalbreite der Blattfläche von 120 mm. durchschnittlich 57,5 mm. auf die untere und 62,5 mm. auf die obere Hälfte kamen [1]).

Dagegen sind die Blätter der verticalen Wirtel genau symmetrisch ausgebildet, aber sehr verschieden gross, und zwar ist, wie das bei lateraler Anisophyllie wol allgemein gilt, das an der Unterseite des Sprosses sitzende Blatt ganz erheblich grösser als das obere (durchschnittlich etwa im Verhältniss 3 : 2), sowol was die Stiellänge als was Breite, Länge und Gewicht der Spreite anbelangt. Während nun aber sonst auch bei stark ausgeprägter Anisophyllie die beiden ungleich grossen Blätter an demselben Knoten sitzen (natürlich bei decussirt beblätterten Pflanzen), sind sie hier bei Callicarpa hexandra auseinandergerückt: das untere Blatt ist apicalwärts verschoben und zwar unter Umständen so erheblich, dass es mit dem nächtsoberen lateralen Blattpaare fast einen dreigliedrigen Scheinquirl bildet (vgl. Fig. 1).

Primär aber, am Scheitel, stehen sich auch die beiden später auseinanderrückenden Glieder der anisophyllen Blattpaare noch genau auf gleicher Höhe einander gegenüber. Auf Längsschnitten durch die Vegetationspunkte geneigter Seitenzweige lässt sich das leicht und mit Bestimmtheit constatiren. Man kann zwar schon sehr frühzeitig, besonders an Querschnittsbildern (vgl. Fig. 2) *Grössenunterschiede* zu Gunsten des unteren Blattes wahrnehmen. Aber die *Insertion* beider Blätter ist auch dann noch

---

1) Von der Mitte des Mittelnerven bis zum Rand gemessen. Die Angaben beziehen sich auf ausgewachsene Blätter. Ueber die Längenmaasse vgl. die Tabelle p. 18.

eine der typischen Decussation entsprechende, wenn die Anisophyllie schon deutlich hervortritt.

Da also der Anlage nach und bis zur Erreichung eines gewissen Entwickelungs-Stadiums die beiden Blätter an demselben Knoten stehen, da mit anderen Worten von vornherein kein Sprossstück zwischen sie eingeschaltet ist, so kann der Zweigteil, der im Verlaufe der weiteren Entwickelung nachträglich zwischen oberes und unteres Blatt eingeschoben wird, *nicht als Internodium*, sondern muss als *gestrecktes Nodium* angesehen werden.

Im Allgemeinen erfolgt bekanntlich bei Pflanzen, bei denen überhaupt eine Scheidung in Nodium und Internodium eingetreten ist und ein nennenswertes Längenwachstum erfolgt, dieses vorwiegend durch Streckung der Internodien (Hofmeister 868, p. 419; Pfeffer 901, p. 11). Nur bei einigen distich oder spiralig beblätterten Gramineen und Coniferen soll nach van Tieghem (897) ein mässiges Längenwachstum auch der Knoten sich finden. Bei decussirt beblätterten Pflanzen aber ist allenthalben die Scheidung zwischen Nodium und Internodium in dem Sinne durchgeführt, dass das Letztere allein das Streckungswachstum besorgt.

Hier hatten wir also den ungewöhnlichen Fall, dass das Längenwachstum des ganzen Sprosses zum Teil, und wie die Angaben der Tabelle zeigen, eventuell sogar zum grösseren Teil auf Kosten nicht der Internodien, sondern der Nodien der Blattpaare mit verticaler Symmetrie-Ebene erfolgt. Ob eine solche gesetzmässige Einbeziehung gestreckter Nodien zum Gesammtaufbau des Zweiges auch sonst vorkommt, ist mir nicht bekannt, häufig dürfte sie jedenfalls nicht sein. Zwar beobachtet man bekanntlich nicht selten, dass die zu einem Quirl gehörigen Blätter bei Pflanzen mit decussirter Blattstellung auseinanderrücken. Bei den Eucalypten z. B. scheint dies regelmässig zu erfolgen, meistens aber handelt es sich dabei nur um ein regelloses, gelegentliches Vorkommen. Bei diesen Abweichungen von der strengen Decussation dürfte es sich jedoch nicht um secundäre Aenderungen, sondern um primäre

Störungen der ursprünglichen Blattstellung schon am Scheitel handeln: die beiden Blätter eines Wirtels entstehen von Anfang an nicht auf gleicher Höhe, sondern sind von vornherein durch ein kurzes Achsenstück getrennt, sodass das sie trennende und sich später streckende Stengelstück nicht als Nodium, sondern als Internodium aufzufassen ist. (Man vergl. hierzu auch die Bemerkungen von Schwendener 878, p. 85 ff. über die Decussation der Fraxineen etc.).

Auf die Frage, *wie* die ursprünglich einander genau opponirt stehenden Blätter in verschiedene Höhen gelangen, und auf die Mechanik der Wachstumsvorgänge, denen das sich späterhin streckende Nodium sein Dasein verdankt, soll hier nicht eingegangen werden. Ohne die Annahme gleitenden Wachstums dürfte meines Erachtens der Vorgang kaum erklärbar sein.

Was die anatomische Struktur anbelangt, so lassen sich zwar Unterschiede im Bau von Internodium und gestrecktem Nodium deutlich erkennen, doch sind sie nicht sehr beträchtlich. Dass sich überhaupt Differenzen finden, ist nach den Untersuchungen von Kny (882, p. 30) über den Bau anisophyller Sprosse und von Jost (891 und 893) über den Einfluss des Blattes auf die Gefässbildung ja ohne Weiteres verständlich. Sie bestehen in der Hauptsache darin, dass die allenthalben im Holzkörper der Seitenzweige vorhandene mässige Hypotrophie im Nodium, dank dem Einflusse des einzelnstehenden unteren Blattes des verticalen Wirtels etwas stärker ausgeprägt ist als in den Internodien. Auch dieser geringfügige Unterschied wird übrigens ziemlich frühzeitig wieder verwischt, und an älteren Seitenzweigen lassen sich im anatomischen Bau des Querschnittes von Internodium und gestrecktem Nodium kaum noch Differenzen erkennen.

Schliesslich haben wir noch kurz die Frage zu erörtern, wodurch die Nodienstrekkung bei den beiden Callicarpa-Arten veranlasst wird. Wie bei den analogen Erscheinungen der lateralen Anisophyllie und Blattasymmetrie (vgl. Nordhausen 902, Wiesner 903, Figdor 904) werden wir von vornherein drei Faktoren in Betracht zu ziehen haben: Exotrophie, Licht

und Schwerkraft. Welches dieser drei Momente allein oder hauptsächlich, oder mit welchem Anteil jedes von ihnen beim Zustandekommen der Nodienstreckung beteiligt ist, kann natürlich nur auf experimentellem Wege entschieden werden. Leider war ich nicht in der Lage, solche Versuche anzustellen. Immerhin lässt sich, wie ich glaube, die Frage schon durch den tatsächlichen Befund etwas einengen.

Man kann nämlich an den Seitenzweigen die Beobachtung machen, dass die gestreckten Nodien um so länger werden, einen um so grösseren Winkel mit der Verticalen der Seitenzweig bildet, bis bei horizontaler Wachstumsrichtung des Zweiges das Maximum der Nodienstreckung erreicht ist. Andrerseits tritt diese, wie bereits erwähnt, bei verticaler Zweiglage überhaupt nicht ein. Während also orthotrope Zweige zu 100 Procent aus Internodien bestehen [1]), so bestehen, wie die unten folgende Tabelle im Einzelnen nachweist, horizontale Seitentriebe nur noch zu ca. 30 Procent aus Internodien und zu ca. 70 Procent aus gestreckten Nodien [1]). Bei Zweigen, die eine Zwischenlage zwischen der Horizontalen und der Verticalen einnehmen, nimmt der Procentsatz an Internodien, die sich an dem Aufbau des Zweiges beteiligen, ungefähr proportional zur Näherung der Zweiglage an die Verticale zu. So kommt es dass man ohne Weiteres aus dem Verhältnis zwischen der Gesamtlänge von Nodien und Internodien eines Zweiges mit ziemlicher Genauigkeit ablesen kann, unter welchem Winkel dieser gegen die Horizontale geneigt war.

Da sich nun solche mit der Neigung zum Horizont wechselnde Differenzen der Nodienlängen auch bei Zweigen gleicher Dignität finden, bei Zweigen also, die den Achseln der Blätter eines lateralen Wirtels entspringen, die aber einen verschiedenen Winkel mit der Senkrechten bilden, so glaube ich, dass demjenigen Complex innerer Faktoren, den man unter der Bezeichnung Exotrophie zusammenfasst, nur eine unerhebliche Bedeutung für die Verursachung der Nodienstreckung zuzu-

1) Immer dabei von den sich nicht streckenden Knoten der lateralen Blattpaare abgesehen.

schreiben ist. Denn es liegt kein Grund zu der Annahme vor, dass die Exotrophie bei Seitensprossen gleicher Dignität und gleicher Stellung zur Gesamtachse in verschieden starkem Maasse zur Geltung kommen müsse oder könne. Es dürfte demnach die im Vorhergehenden beschriebene Nodienstreckung bei Callicarpa im Wesentlichen auf einer Wirkung der Schwerkraft oder des Lichtes oder des Zusammenwirkens beider Faktoren beruhen.

Tabelle über die Maassverhältnisse einiger Seitenzweige von Callicarpa hexandra.

Internod.	Later. Blattpaar.	Internod.	oberes Blatt.	Nodium.	unt. Blatt.	Gesamtlänge der Inter-nodien.	Gesamtlänge der Nodien.	Winkel des Zweiges mit der Horizontalen.
(122)	215—217	31	—	58	255			
10	270—265	50	165	50	260	178 =	229 =	
7	285—291	29	200	60	284	ca. 43%	ca. 57%	ca. 45°
10	310—302	38	195	61	305			
3	—	—				der Zweiglänge.		
(145)	245—260	33	210	62	286	99,5 =	146 =	
9	308—305	42	208	72	278	ca. 40%	ca. 60%	ca. 45°
3	135—133	12	19	12	25			
0,5	9—9	Scheitel.				der Zweiglänge.		
(160)	—	40	—	56	—			
15	—	50	152	45	—	223 =	222 =	
12	235—235	33	130	37	228	ca. 50%	ca. 50%	ca. 30°
8	211—219	28	127	47	228			
8	202—203	19	135	37	247	der Zweiglänge.		
10	253—258	—	—					
—	170—165	18	101	30	134			
10	185—185	30	130	37	220	152 =	157 =	
20	222—219	31	116	44	210	ca. 50%	ca. 50%	ca. 30°
11	183—183	19	80	39	165			
6	175—178	6	—	7	—	der Zweiglänge.		
1	Scheitel.							
12	291—287	20	175	67	235	73,5 =	223 =	
5	—	5	—	64	299	ca. 28%	ca. 72%	
4	—	18	220	64	324			horizontal.
4	277—262	5	45	28	63	der Gesamtlänge.		
0,5	17—17	Scheitel.						

Bemerkungen zu der Tabelle: Die Maasse sind in mm. angegeben. Gemessen wurde von der Basis nach dem Scheitel zu.

Das unterste Zweigstück, unterhalb der beiden Vorblätter, also das Hypopodium, ist bei *allen* Seitenzweigen, gleichviel, wie stark sie gegen den Horizont geneigt sind, sehr lang; es konnte daher bei der Berechnung des Längenverhältnisses zwischen Nodien und Internodien nicht mitgezählt werden. In der Tabelle ist es durch Einklammerung gekennzeichnet.

LITTERATUR.

W. Figdor (904), Ueber den Einfluss äusserer Faktoren auf die Anisophyllie. Berichte d. deutschen botan. Gesellschaft, Bd. 22. 1904, p. 286—295.

W. Hofmeister (868), Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.

L. Jost (891), Ueber Dickenwachstum und Jahresringbildung. Botan. Zeitung, Bd. 49. 1891, p. 485.

—— (893), Ueber Beziehungen zwischen der Blattentwickelung und der Gefässbildung in der Pflanze. Botan. Zeitung, Bd. 51. 9893, p 89—138.

L. Kny (882), Ueber das Dickenwachstum des Holzkoerpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen. Berlin 1882.

M. Nordhausen (901), Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. 37. 1901, p. 12—54.

W. Pfeffer (901), Pflanzenphysiologie. Bd. II. Leipzig 1904.

S. Schwendener (878), Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

Ph. van Tieghem (897), Sur l'élongation des noeuds. Ann. des sciences nat. 8. sér. Botan. Bd. 5. 1897, p. 155—160.

J. Wiesner (903), Ueber ontogenetisch-phylogenetische Parallelerscheinungen mit Hauptrücksicht auf Anisophyllie. Verh. d. K. K. zoolog.-botan. Gesellsch. in Wien. Bd. 53. 1903, p. 426—434.

---

3. Ueber einen neuen Thyllentypus nebst Bemerkungen über die Ursachen der Thyllenbildung.

Seit ihrer ersten ausführlicheren Schilderung durch H. v. Reichenbach (845) sind die Thyllen mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen und ist ihr Vorkommen bei den meisten Familien der Siphonogamen festgestellt worden. Trotzdem sind vor Allem hinsichtlich der Aetiologie und Function der Thyllen noch zahlreiche wichtige Fragen offen, und auch rein anatomisch ist noch Vieles nicht geklärt. Da mir nun die tropischen Lianengewächse mit dem bekanntlich meistens sehr beträchtlichem

Lumen ihrer Gefässe ein günstiges Material zur Entscheidung mancher hierhergehörigen Frage zu bieten schienen, benutzte ich meinen Aufenthalt in Buitenzorg dazu, einige Untersuchungen und Versuche in dieser Richtung anzustellen, die freilich naturgemäss nicht allzuweit ausgedehnt werden konnten, immerhin aber zu einigen Ergebnissen führten, die mir mitteilenswert erscheinen.

Bekanntlich stellen die Thyllen gewöhnlich Ausstülpungen benachbarter Holzparenchymzellen in Gefässe dar; nur selten kommt es zur Abtrennung von der Mutterzelle durch eine Zellwand. „Zu den wichtigsten Merkmalen der Thyllen gehört ihre *Einzelligkeit;* trotz des Umfanges, den Thyllenzellen oft erreichen, bleiben Teilungen in fast allen Fällen aus" (Küster 903 p. 102).

Da nun die Weite der Gefässe bei verschiedenen tropischen Schlingpflanzen eine ganz enorme ist (vgl. Schenck 893 p. 5), so entsteht die Frage, ob auch bei ihnen eine einzige Zelle oder gar nur Ausstülpungen einer solchen imstande sein werden, einen völligen Verschluss des Gefässes herbeizuführen. Selbst wenn von mehreren Punkten der Gefässwandung aus auf gleichem Querschnitt gleichzeitig Thyllen sich bilden sollten, selbst dann müssten diese doch, um einen wirksamen Verschluss herbeizuführen, ungewöhnliche Grösse erreichen, und es waren jedenfalls besondere Einrichtungen zu ihrer Festigung, Versteifung u. s. w. zu erwarten.

Auf Grund dieser Erwägungen suchte ich planmässig bei besonders grossgefässigen Lianen nach Thyllen, deren Produktion ich durch Querabtrennung eines Zweiges oder mehr oder weniger tiefe Quereinschnitte zu befördern suchte. Bei der Mehrzahl der untersuchten Lianen ergab sich, dass der Verschluss der grossen Gefässe durch Verschleimung oder gummiartige Verstopfungen herbeigeführt wurde. Auf Einzelheiten gehe ich nicht ein; es sei nur erwähnt, dass sich bei Lygodium-Arten weder Thyllen noch sonstige Verstopfungen nachweisen liessen. Nur bei einer Art, Jacquemontia violacea Choisy, einer Convolvulacee im neuen Lianenquartier des Gartens, fand sich die erwartete

mehrzellige Thyllenform. Indessen ist es mir nicht zweifelhaft, dass eine eingehendere Untersuchung der zahllosen tropischen Schlingpflanzen, als sie mir möglich war, zur Kenntnis von mehr Vertretern dieses Typus und wol auch noch andrer Formen führen wird.

In den Zweigen der Jacquemontia violacea finden sich grosse und kleine Gefässe nebeneinander. Als Maximaldurchmesser der ersteren fand ich 210 μ, was nach Solereder (899 p. 644) dem überhaupt bei Convolvulaceen (und zwar bei Ipomoea corymbosa, auch einer Liane) beobachteten Maximum von Gefässweite gleichkommt. Im Durchschnitt betrug jedoch der Durchmesser der grossen Tracheen nur etwa 175 μ. Sie sind langgliedrig und hofgetüpfelt.

Bringt man nun an einem Stämmchen eine bis ins Holz reichende Querwunde an oder schneidet es ganz durch, so füllen sich schon nach wenigen Tagen die grossen Gefässe dicht mit Thyllen. Deren Entwickelung ist nicht schwer zu verfolgen. Sie verläuft zunächst durchaus nach dem oft beschriebenen Modus: die Schliesshaut eines Hoftüpfels wölbt sich in das weite Gefässlumen hervor und wird damit zur Thyllenwand. Das Ganze ist ein Wachstumsprocess einer dem Gefässe benachbarten Parenchymzelle, deren Plasmakörper teilweise, in unserem Falle stets mit dem Kern, in die Aussackung hineintritt. Die Letztere ist also zunächst nur als Teil der Parenchymzelle zu betrachten. Bei anderen Pflanzen bleibt nun im Allgemeinen die Thyllenbildung auf diesem Stadium stehen; in diesen Fällen ist daher die Thylle während der ganzen Dauer ihres Bestehens nicht als selbständige Zelle aufzufassen, und aus diesem Grunde werden ja auch von Küster (903 p. 98) die Thyllen den Hypertrophieen zugerechnet. Selbst wenn die Thyllen ansehnliche Grösse erreichen, durch zwei Gefässe hindurchwachsen (Tison 900 p. 79) oder zu langen aus der Schnittfläche hervortretenden Schläuchen auswachsen (Küster 903 p 100), selbst dann bleiben sie ungeteilt.

Anders bei Jacquemontia violacea. Hier wird zwar ebenfalls zunächst die jugendliche Ausstülpung nicht von der Mutterzelle abgegliedert, auch später noch findet man die Communication

zwischen Parenchymzelle und basalem Teil der Thylle offen (Fig. 3) und es scheint, als wäre allgemein die Basis des Thyllenhaares immer nur ein Teil der benachbarten Parenchymzelle. Dagegen *treten Teilungen in der Thylle selbst regelmässig auf*, die zur Bildung mehrzelliger (bis zu 10 Zellen wurden in einer Thylle beobachtet) haarartiger Schläuche führen. Selbst an Thyllen, die noch sehr kurz sind, treten schon Querteilungen auf, und im Allgemeinen gilt, dass Länge und Zellenzahl der Thylle annähernd proportional sind. (Fig. 4). Gewöhnlich finden sich nur Querteilungen, selten einmal eine der Längsrichtung der Thylle ungefähr parallel verlaufende Wand. (Fig. 4*d*).

Die Thyllen wachsen zunächst ausnahmslos senkrecht zur Längsachse des Gefässes, gleichgiltig welche Neigung zum Horizont der Spross hat, und stellen gewöhnlich ihre Streckung und Zellvermehrung ein, wenn sie an die gegenüberliegende Wand der Trachee oder an eine andere Thylle stossen. (Fig. 4*c*). Ein Fall, wie er in Fig. 4*b* dargestellt ist, wo also das Thyllenhaar, auch nachdem es die gegenüberliegende Gefässwand erreicht hat, noch weiterwächst und sich in der bisherigen Wachstumsebene an der Gefässwand hin umkrümmt, kommt selten zur Beobachtung. Häufiger ist, dass sich die Thylle, wenn sie ihr Wachstum auf den Contact hin nicht einstellt, parallel zur Achse des Gefässes umbiegt und in dieser Richtung nach oben oder unten weiterwächst. In Fig. 4*a* und *b* sind mehrere solcher Thyllen im Querschnitt getroffen.

Wenn nun eine grössere Anzahl solcher Thyllen in ungefähr gleicher Höhe entstehen, — und bei einigermaassen starker Verwundung ist dass immer der Fall. — so wachsen die haarförmigen Fäden dicht durcheinander und bilden einen geschlossenen, im Querschnitt pseudoparenchymatischen Pfropf, der einen luft- und wasserdichten Verschluss auch der weitesten Gefässe bildet. Die Zellwände fand ich auch an älteren Thyllen sehr wenig verdickt und anscheinend tüpfellos, und die Zellen inhaltsarm: zur Stärkespeicherung, zu der bekanntlich sonst Thyllen häufig benutzt werden, wurden sie auch dann nicht herangezogen, wenn die Holzparenchym- und Markstrahlenzellen stärkereich

waren. Auch in den ältesten Thyllen, die ich beobachtete, waren alle Zellen noch lebendig.

Die Form der eben beschriebenen Thyllen weicht von den bisher für diese Gebilde bekannten Gestaltungen nicht unerheblich ab; sie erinnert auffallend an die Form mancher einfacher *Haare*. Leider habe ich versäumt zu untersuchen, ob die Epidermis der Vegetationsorgane von Jacquemontia violacea ähnlich gestaltete Haare trägt. Nach den Angaben von Schlepegrell (892, p. 261) für andere Jacquemontia-Arten ist es nicht gerade wahrscheinlich.

Ob bei anderen Jacquemontien oder überhaupt Convolvulaceen ebensolche haarförmige Thyllen vorkommen, kann ich nicht angeben. Bei Ipomoea rosea fand ich in den grossen Gefässen nur Ausstülpungs-Thyllen, die dicht mit Stärke erfüllt waren. Schlepegrell (892, p. 298) und Schellenberg (896, p. 261) geben Thyllen für Ipomoea-Arten, Dutailly (879) für Convolvulus an, ohne auffälliger Formgestaltung Erwähnung zu tun. Immerhin wird man annehmen dürfen, dass solche mehrzellige, ins Innere der Gefässe einwachsende Haare einen nicht auf die eine Art Jacquemontia violacea beschränkten, sondern weiter verbreiteten Thyllentypus darstellen. Es sei hier darauf hingewiesen, dass Molisch (888, p. 272) bei Cuspidaria pterocarpa, einer Bignoniacee mit weiten Gefässen, eine Teilung der Thylle beobachtete. In diesem Zusammenhange gewinnt auch die von Küster (903, p. 102) bezweifelte Angabe von Stoll (874, p. 737), „nach welcher bei Passiflora quadrangularis das Holz vermittelst der Thyllen an der Callusbildung teilnimmt, indem diese in der Nähe von Wundflächen das Gefässlumen nach wiederholter Teilung mit Gewebe ausfüllen, das schliesslich auch über die Schnittfläche vordringt", an Zuverlässigkeit. Es liegt kein Grund vor, sie für unrichtig zu halten, zumal auch Tison (900, p. 155) fand, dass die Thyllen, die bei Aesculus, Aristolochia sipho, Juglans nigra und anderen Gewächsen die Gefässe der Blattnarbe abschliessen, zur Korkbildung mit herausgezogen werden, wobei sie sich mehrfach teilen können. Eher dürfte es sich bei dieser Sachlage empfehlen, die Küstersche Einreihung

der Thyllen zu den Hypertrophieen aufzugeben. Als solche werden (l. c. p. 65) definirt „abnormale Wachstumsprozesse, die bei Ausschluss von Zellenteilungen zur Bildung abnorm grosser Zellen führen", und diese streng geschieden von den Hyperplasieen, d. h. (l. c. p. 66) „allen Veränderungen, die mit Teilungsvorgängen verbunden sind". Es ist klar, dass damit ein Teil der Thyllen als Hypertrophie, ein Teil als Hyperplasie aufzufassen wäre, während beiderlei Formen, die Ausstülpungs- und die Zellenthyllen, doch sicherlich aufs Engste zusammengehören. —

Im Anschluss an diese Schilderung der Haarthyllen von Jacquemontia möchte ich noch kurz auf die *Frage nach den Ursachen der Thyllenbildung* eingehen, da ich auch darüber in Buitenzorg mit Jacquemontia violacea und anderen Pflanzen einige Versuche angestellt habe, die freilich noch nicht als abgeschlossen gelten können. Ich behalte mir vor, die Frage nach der Aetiologie der Thyllen an einheimischem Material nach den Gesichtspunkten, die sich aus den in Buitenzorg angestellten Versuchen ergeben, eingehend zu untersuchen.

Es ist merkwürdig, dass die Frage nach den Ursachen eines so auffallenden Vorganges, wie es die Thyllenbildung ist, noch nie Gegenstand einer ausführlichen kritischen Behandlung gewesen ist. Was darüber vorliegt, beschränkt sich auf einige wenige ziemlich weit zurückliegende Versuche von Böhm, Unger, Molisch und gelegentliche Beobachtungen und Vermutungen Anderer. Man begnügte sich zumeist damit, die Frage nach der *Function* und dem *Zweck* der Thyllen aufzuwerfen und zu discutiren, und sie dahin zu beantworten, dass man ihnen die doppelte Aufgabe der Gefässverstopfung und Stärkespeicherung zuschrieb.

Das Ziel der älteren Versuche war in erster Linie, die Frage zu entscheiden, ob, wie zuerst von Böhm (867) behauptet worden war, in der Tat durch Verletzung von Zweigen bestimmter Pflanzen in diesen willkürlich Thyllenbildung hervorgerufen werden könne. Rees (868, p. 1) und de Bary (884, p. 217) hatten das bestritten. Doch lagen schon von Unger (867) einige Versuche vor, welche die Böhmschen Angaben bestätigten, und später wurden von Molisch (888, p. 283) an zahlreichen Pflanzen

durchaus die gleichen Resultate wie von Böhm erhalten. Seitdem ist dieselbe Erfahrung noch häufig gemacht worden, ich erwähne nur noch die Arbeiten von Praël (888) und Wieler (888), welch Letzterer z. B. in einem am 24. August angestellten Versuche bereits eine halbe Stunde nach dem Abschneiden Thyllen in den Gefässen des jüngsten Jahresringes bei Robinia pseudacacia fand (l. c. p. 108).

Die Tatsache, dass nach Verletzung der Gefässe in diesen Thyllenbildung hervorgerufen werden kann, ist also zweifellos sichergestellt. Sie gilt jedoch mit der Einschränkung, dass nicht alle Pflanzen überhaupt zur Thyllenbildung befähigt sind; eine Liste der Gattungen, bei denen bisher Thyllen gefunden wurden, gibt Küster (903, p. 103).

Nun erhebt sich aber die wichtige Frage, welcher von den mit der Durchschneidung der Gefässe geänderten oder neugeschaffenen Faktoren für die Thyllenmutterzellen das veranlassende Moment abgibt, in die ja schon vorher vorhandenen Hohlräume der benachbarten Gefässlumina hineinzuwachsen.

Es liegt nahe, an den *Wundreiz* als solchen zu denken. Mellink (886) sah in ihm die Ursache der Thyllenbildung; Molisch (888, p. 295) schreibt ihm wenigstens einen gewissen anregenden Einfluss zu, und auch Pfeffer (901, p. 157) und auf Grund gewisser Beobachtungen Miehe (902, p. 547) suchen in ihm das bei der Auslösung der Thyllenbildung in erster Linie beteiligte Moment.

Demgegenüber ist freilich zu bedenken, dass bei der Durchschneidung der Gefässbündel ausser dem Wundreiz noch eine Menge anderer Faktoren (z. B. Eindringen atmosphärischer Luft in die Gefässe, Unterbrechung der Wasser- und Stoffleitung, Tötung verschiedener Zellen u. s. w.) für die Thyllenbildung in Betracht kommen können, deren Unwirksamkeit erst durch besondere Untersuchungen festgestellt werden müsste, ehe man den Wundreiz schlechthin als maassgebenden Faktor herausgreifen könnte. Solche Versuche liegen bisher nicht vor. Zudem scheint mir Verschiedenes gegen eine ausschliessliche oder auch nur überwiegende Rolle des Wundreizes zu sprechen. Zunächst

die Tatsache, dass, so weit meine Erfahrungen reichen — und ich habe besonders auf diesen Punkt geachtet — immer nur in den verletzten Gefässen selbst Thyllen auftreten, nicht auch in nächstbenachbarten, aber unverletzten. Da sich der Wundreiz aber, wenn auch in geringerem Maasse als in der Längsrichtung, auch in der Querrichtung fortpflanzt, so müsste man erwarten, hier und da auch Parenchymzellen des an die Wunde angrenzenden Gewebes sich in unverletzte Gefässe einstülpen zu sehen. Mellink (886, p. 751) gibt zwar für sein Objekt, Blattstiele von Nymphaea alba, ein solches Übergreifen der Thyllenbildung auch in völlig unverletzte benachbarte Luftcanäle an. Aber aus der Figur (Taf. VI, Fig. 1, bei *c*), auf die er sich bezieht, scheint mir grade hervorzugehen, dass der betreffende Luftgang doch verletzt war, und ausserdem ist der Nachweis nicht erbracht, dass nicht doch der fragliche Kanal in unmittelbarer Verbindung (durch Queranastomosen) mit verwundeten stand. Überdies handelt es sich in diesem Falle nicht um Gefässthyllen. — Andrerseits geht z. B. aus Strasburgers (891, p. 603 ff.) Quetschversuchen hervor, dass auch bei Zerquetschung des ganzen Stengels doch die Wasserleitung fortdauert, wenn einzelne Gefässe unverletzt bleiben, sich also trotz der starken Wunde *nicht* mit Thyllen füllen.

Vor Allem aber spricht gegen die Wundreiz-Hypothese die bekannte Tatsache, dass viele Pflanzen auch ohne jedwede Verwundung normalerweise ihre Gefässe im Herbst in den älteren, manchmal aber auch in jüngeren Jahresringen durch Thyllen verschliessen (vgl. besonders die Angaben von Molisch 888, p. 286). An sich wäre es natürlich durchaus nicht undenkbar, dass der Wundreiz dieselbe Reaction hervorrufen könnte wie die Faktoren, die diesen normalen Gefässverschluss im Herbst bedingen, da sehr wol derselbe Erfolg als Reaction auf verschiedenartige Reize auftreten kann. Immerhin kann es von vornherein nicht als unwahrscheinlich oder gar als ausgeschlossen bezeichnet werden, dass ein- und derselbe Factor sowol die normale als auch die auf Verwundung hin erfolgende, traumatische Thyllenbildung hervorruft. Unger (867, p. 766) und Böhm (879, p. 231)

glaubten, in dem „Erfülltwerden der Gefässe mit Luft von gewöhnlicher Tension" diesen in beiden Fällen wirksamen Factor sehen zu dürfen, ohne freilich diese Vermutung durch beweisende Versuche oder zwingende Überlegungen zu stützen.

Wenn wir diesen Factor finden wollen, so müssen wir stets den Umstand im Auge behalten, dass traumatische Thyllenbildung nur in dem verletzten Gefässe selbst eintritt (oder vielleicht auch in einem, mit dem verletzten durch Queranastomosen direkt communicirendem). Wir hätten also aus dem Complex von Faktoren, die sich bei der Durchschneidung eines Gefässes ändern oder dabei neugeschaffen werden, solche zur experimentellen Prüfung herauszusuchen, deren Wirksamkeit auch bei der normalen Thyllenbildung vorausgesetzt werden kann. Wundreiz kann das, wie erwähnt, nicht sein; ebensowenig die mit der Durchschneidung notwendig verbundene Unterbrechung der Leitung organischer Stoffe und correlativer Reizbeziehungen und -Leitungen in den dem Gefäss benachbarten Geweben, da eben Thyllenbildung auch stattfinden kann, wenn diese Functionen ungestört vor sich gehen. So bleiben, so viel ich sehe, nur noch zwei Momente: die Unterbrechung der Wasserleitung in dem durchschnittenen Gefäss und die Erfüllung dieses mit Luft von normalem Druck und normaler Zusammensetzung.

Beide Factoren könnten sowol für die traumatische als auch für die normale Thyllenbildung in Betracht kommen.

Über die Bedingungen, unter denen die normale Thyllenbildung eintritt, liegen zwar noch keine ausgedehnten Untersuchungen vor, vor allem ist die Frage noch keiner experimentellen Behandlung unterzogen worden. Die bisher vorhandenen Angaben lassen aber immerhin gewisse Schlüsse zu, wenn auch eine eingehendere Untersuchung und Nachprüfung der sich vielfach widersprechenden und häufig sehr dürftigen Angaben sehr erwünscht wäre. Jedenfalls kann man mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass im Allgemeinen sich bei denjenigen Pflanzen, die überhaupt normalerweise ihre Gefässe durch Thyllenverschluss unwegsam machen, die Gefässe *im Herbst* mit Thyllen anzufüllen beginnen (DE BARY 877, p. 179). Aehnliches gilt für die beim Blattfall

erfolgende Füllung der Gefässe mit Thyllen, über die wir durch Staby (885), vor allem aber durch die sorgfältigen Untersuchungen Tisons (900) genau unterrichtet sind. Auch sie erfolgt *vor* der Loslösung des Blattes, ehe die Continuität der Gefässe unterbrochen ist, sodass also Wundreiz kaum in Betracht kommt. Sie tritt aber erst sehr kurz vor der völligen Trennung des Blattes vom Stamme ein, — übrigens natürlich nicht nur bei der herbstlichen Entlaubung, sondern immer wenn, gleichviel aus welchem Grunde, ein Blatt abgestossen wird —, und Tison (900, p. 185) sucht die Ursache für die Entstehung der Thyllen in diesem Falle in dem „ralentissement vital de la feuille". Vor Allem dürfte natürlich dabei die Transpiration in Betracht kommen. Wir wissen, dass diese mit dem Alter der Blätter abnimmt (vgl. Burgerstein 904, p. 58), und sie dürfte in den letzten Lebensstadien des Blattes jedenfalls nahezu gleich Null werden.

Wenn also sowol in den Blattbasen als im Stamm das Auftreten von Thyllen etwa gleichzeitig mit dem gänzlichen Aufhören oder wenigstens einer starken Verminderung der Transpiration erfolgt, so erscheint der Schluss nicht allzugewagt, dass zwischen den beiden Erscheinungen auch ein causaler Zusammenhang besteht. Um so mehr liegt vielmehr die letztere Annahme nahe, als man denselben Factor auch zur Erklärung der traumatischen Thyllenbildung heranziehen könnte: auch das Durchschneiden eines Gefässes hat ja die Sistirung der Wasserleitung in ihm zur Folge.

Nun ist freilich mit der Durchschneidung eines Gefässes auch ein Erfülltwerden dieses mit atmosphärischer Luft verbunden, und dasselbe gilt offenbar auch für die normale Sistirung der Transpiration im Herbste.

In der transpirirenden Pflanze sind bekanntlich die wasserleitenden Elemente mit einer Kette von Wassersäulchen und Luftblasen, der Jaminschen Kette, erfüllt. Bei lebhafter Transpiration verschiebt sich mit dem erhöhten Wasserverbrauch das Mengenverhältnis zwischen Luft und Wasser innerhalb dieser Kette zu ungunsten des Wassers, woraus die negative Gasspannung in den Gefässen resultirt. Über die Zusammen-

setzung der in den Gefässen enthaltenen Luft lauten die Angaben verschieden (vgl. Pfeffer 897, p. 188); nach den neuesten Angaben von Devaux (902) zeigt ihr Sauerstoffgehalt eine beträchtliche Depression gegenüber der Aussenluft. Auf alle Fälle ist sie in der transpirirenden Pflanze verschieden von der atmosphärischen Luft, nach Druck und Zusammensetzung. — Nach Sistirung der Transpiration dagegen ist keine oder nur noch eine sehr geringe negative Gasspannung in den Tracheen zu constatiren (Pfeffer 897, p. 185), und man wird wol nicht in der Annahme fehlgehen, dass die in den Gefässen (oder in dem Wasser, mit dem diese eventuell erfüllt sind) enthaltene Luft bei aufgehobener Transpiration auch in ihrer Zusammensetzung, vor allem ihrem Sauerstoffgehalt der atmosphärischen Luft näher steht als bei lebhafter Transpiration.

Aus unseren bisherigen Erörterungen geht hervor, dass sowol bei der Durchschneidung von Gefässen als auch bei der herbstlichen Sistirung der Transpiration in den Tracheen gleichartige Veränderungen eintreten, die bei den überhaupt dazu befähigten Pflanzen zur Thyllenbildung führen, und die in der Hauptsache darin bestehen, dass die Jaminsche Kette in den Gefässen durch atmosphärische Luft ersetzt wird. Damit sind nun aber für die unmittelbar an die Gefässe angrenzenden Parenchymzellen, eben die Thyllenmutterzellen, verschiedene Verhältnisse geändert: während ihre dem Gefässe anliegende Wand vorher an der Tüpfelstelle immer mit Wasser in Berührung war — denn auch die Luftblasen der Jaminschen Kette grenzen nicht direkt an die Gefässwand, sondern sind durch dünne Wasserhüllen von diesen getrennt —, grenzen sie jetzt direkt an Luft. Sie werden also, anstatt wie bisher Wasser aufzunehmen, eher solches abgeben müssen. Ausserdem sind die Sauerstoff- und Druckverhältnisse plötzlich geändert. Endlich ist die Wasserleitung als solche unmöglich gemacht, bei der ja vielleicht die an die Gefässe angrenzenden Zellen activ beteiligt sind. Jeder dieser Faktoren für sich könnte als auslösendes Moment für die Thyllenbildung in Betracht kommen.

Damit wäre eine Basis für die experimentelle Behandlung

der Frage gewonnen, und ich habe auf Grund der im Vorhergehenden skizzirten Überlegungen mit Jacquemontia violacea und einigen anderen Pflanzen eine Reihe von Versuchen in Buitenzorg angestellt, über die ich noch ganz kurz berichten möchte. Nur möchte ich nochmals darauf hinweisen, dass diese Versuche noch nicht als abgeschlossen gelten können, sondern, wenn auch mit anderen Objekten, fortgesetzt und erweitert werden sollen.

Zunächst handelt es sich nach dem Vorhergehenden darum, experimentell die Rolle zu präcisiren, die bei der Thyllenbildung die ungestörte oder sistirte Fortdauer der Wasserleitung spielt. Stellt es sich heraus, dass ihre Sistirung in der Tat Thyllenbildung hervorzurufen imstande ist, so wären die Factoren, von denen wir erkannten, dass sie sich mit dem Aufhören der Transpiration ändern, einzeln unter Ausschaltung der anderen auf ihre Wirksamkeit zu prüfen.

Was zuerst die Rolle der Transpirations-Sistirung anbelangt, so war es mir aus technischen Gründen nicht möglich, in Buitenzorg mit Jacquemontia violacea zu versuchen, ob in intacten Pflanzen bei völligem Ausschluss der Wasserleitung Thyllen entstehen. Überhaupt ist dieser Versuch, den ich mit anderen Pflanzen noch anzustellen gedenke, insofern mit Schwierigkeiten verbunden, als es wegen der Fortdauer des Blutungsdruckes, der Wasserabgabe aus activen Hydathoden und infolge von Temperaturdifferenzen u. s. w. fast unmöglich erscheint, in intacten Pflanzen die Wasserbewegung völlig zum Stillstand zu bringen. Immerhin wäre es natürlich denkbar, dass auch schon eine starke Herabsetzung der Verdunstung, wie sie etwa mit der Cultur im dampfgesättigten Raum oder unter Wasser verbunden ist, zur Veranlässung der Thyllenbildung genügen könnte.

Man kann indessen die Frage auch noch auf einem anderen Wege entscheiden. Da nach Verwundung sehr rasch Thyllenbildung eintritt, und zwar mit Sicherheit, und da mit der Durchschneidung aller Gefässe ja stets eine sehr bald erfolgende Sistirung der Wasserleitung in den zerschnittenen Tracheen verbunden ist, so muss, wenn wirklich letztere den Reiz zur

Thyllenentstehung abgibt, diese unterbleiben, wenn man für Aufrechterhaltung der Wasserbewegung in den verwundeten Gefässen sorgt. Bis zu einem gewissen Grade realisirt sind diese Versuchsbedingungen bei den bekannten Versuchen über den Wurzeldruck, und in der Tat ist da ja constatirt worden, dass das Bluten tagelang andauern kann, d. h. also, dass sich die Gefässe nicht verstopfen, auch bei Pflanzen nicht, bei denen nach Isolirung von Stammstücken unter Ausschluss des Wurzeldruckes sehr rasch Thyllenbildung erfolgt (z. B. Vitis).

Bei isolirten Stammstücken von Jacquemontia violacea wandte ich verschiedene Methoden an, um die Wasserbewegung aufrecht zu erhalten. Zunächst einfach mässigen Druck. Es wurden in mehrfach wiederholten Versuchen, zwei gleichgrosse und gleichlange Stengelstücke nebeneinander aufgestellt, das eine, A, frei mit dem einen Ende in Wasser stehend, das andere, B, einem Druckrohr luft- und wasserdicht aufgesetzt, sodass bei Anwendung des Wasserleitungsdruckes ein constanter mässig starker Strom von Wasser durch den Versuchszweig hindurchgeleitet werden konnte. Nach vier Tagen wurden beide Zweige untersucht: A hatte zahlreiche Haarthyllen an beiden Enden gebildet, B noch keine einzige, was sich auch darin schon aussprach, dass das Wasser noch ungehindert das Zweigstück durchlief. Erst nach 12 Tagen trat hierin eine Hemmung ein, die, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, auf beginnende Thyllenbildung zurückzuführen war.

Gleiche Resultate wurden erhalten, wenn des Wasser durch das Zweigstück anstatt hindurchgedrückt, hindurch*gesogen* wurde. Ich erreichte das in sehr einfacher Weise dadurch, dass ich einen an ein Steigrohr angegossenen Gipsblock, wie man ihn zur Demonstration der Saugwirkung der Verdunstung benutzt, mit dem oberen Ende des Zweiges, dessen unteres Ende in Wasser tauchte, in Verbindung brachte. Es ist in diesem Falle nötig, die transpirirende Oberfläche des Gipses der Leitungsfähigkeit des Versuchszweiges möglichst genau anzupassen; durch partielles Überstreichen des Gipses mit Vaseline und Einbringen des ganzen Apparates in mehr oder weniger feuchte resp. dem

Winde ausgesetzte Räume kann man seine Saug-Intensität nach Belieben reguliren. Bei dieser Versuchsanstellung ist die Transpiration des abgeschnittenen Sprosses mit seinem Laubwerk durch die des Gipses ersetzt, und der Erfolg war wiederum das Ausbleiben der Thyllenbildung im Vergleich zu dem Controllzweig ohne künstliche Transpiration.

Denselben Erfolg mit derselben Methode erzielte ich übrigens auch bei Blattstielen. Ich erwähnte schon, dass an der Basis dieser kurz vor dem Abfallen Thyllen in den Gefässen auftreten. Das geschieht auch bei ihrer Lamina beraubten Blättern, deren Stiele ebenso wie bei manchen Pflanzen die Internodienstummel sehr bald nach der Operation abgestossen werden (vgl. Pfeffer 901 p. 203 u. 278). Ersetzt man aber die weggeschnittene Spreite in der beschriebenen Weise durch einen transpirirenden Gipsblock, so wird der Blattstiel *nicht* abgeworfen, sondern kann noch wochenlang erhalten bleiben. Und damit ist gesagt, dass in seinen Tracheen keine Verstopfungen sich bilden.

Sehr anschaulich wird der Einfluss der Transpiration auf die Thyllenbildung auch durch das Verhalten von Zweigstücken illustrirt, die in der Mitte einen beblätterten Knoten besassen und mit dem basalen Ende in Wasser standen. Unter diesen Umständen traten schon nach zwei Tagen Thyllen in der Nähe der oberen Schnittfläche auf, erst nach mehreren Wochen aber, fast gleichzeitig mit Adventivwurzeln, am unteren Ende. Abgesehen von dem Einflusse der Wasserbewegung, die in dem Zweigteile unterhalb der Blätter durch deren Transpirationstätigkeit aufrecht erhalten wurde, kommen hier freilich noch andre Momente in Betracht, die die Beweiskraft des Versuches etwas beeinträchtigen, vor allem alle die complicirten Factoren, die bei der Individualisirung von Stecklingen auf Verschluss der Schnittflächen und Produktion von Wurzeln hinzielen, und auf deren Analyse hier nicht eingegangen werden kann. Der Umstand, dass das eine Ende des Zweiges in Luft, das andre in Wasser ragte, ist jedenfalls belanglos, da, wie ich fand, an beiden Enden Thyllen entstehen, wenn die Versuchsstücke ganz unter Wasser gehalten werden.

Schliesslich liess sich die wesentliche Rolle, die die Sistirung der Wasserleitung auf die Thyllenbildung ausübt, noch auf andere Weise nachweisen. Versuchsobjekte waren dabei die langen unverzweigten Luftwurzeln von Philodendron squamiferum, die auf eine Querdurchschneidung schon nach 24 Stunden mit Versperrung ihrer grossen Gefässe durch Ausstülpungs-Thyllen reagirten. Wurde aber das Ende desjenigen Wurzelteiles, das nach der Operation noch im Verband mit dem hoch oben in der Krone des Tragbaumes befindlichen Philodendron-Stamm war, sofort nach der unter Wasser vorgenommenen Durchschneidung in ein enghalsiges, grosses, mit Wasser gefülltes Gefäss eingeführt, so unterblieb die Thyllenbildung. Dagegen hatte diese an der anderen Schnittfläche der Versuchswurzel und an beiden Schnittflächen einer anderen daneben befindlichen Controllwurzel desselben Philodendron, die kein Wasser nachsaugen konnte, nach zwei Tagen schon stattgefunden. Die Beobachtung zeigte, dass die operirte Wurzel mit dem in das Wasser ragenden Wurzelteil reichlich Wasser aufnahm, besonders innerhalb der ersten 24 Stunden. Später liess die Menge nach, steigerte sich aber wieder, als die Schnittfläche erneuert wurde, die durch Bacterienansammlung, Schleimbildung und im Wasser suspendirte Partikelchen sich teilweise verstopft hatte. Nach einigen Tagen kamen Seitenwurzeln, und damit hörte die Wasseraufnahme durch die nunmehr auch durch Thyllen verstopfte Schnittfläche ganz auf.

Im Anschluss an diese Versuche sei noch eine Beobachtung von Wieler (897, p. 134) angeführt, wonach „in Wasserculturen von Populus canadensis und Vicia Faba, als das Wurzelsystem, in dem einen Falle wahrscheinlich durch Alkalischwerden der Lösung, im anderen durch zu hohe Konzentration der angewandten Lösung abstarb, die Gefässe im Stamme resp. im hypokotylen Gliede verstopft wurden", — offenbar wol auch infolge der mit dem Absterben der Wurzeln verknüpften Unterbindung der Wasserbewegung [1]).

1) Hierher gehört wol auch die von Czapek (897, p. 167) angeführte Beobachtung, dass in den Ausläufern der Erdbeere beim Selbständigwerden der Tochterpflanze »die

Aus den beschriebenen Versuchen scheint mit hervorzugehen, dass *erstens* der *Wundreiz* an sich zur Thyllenbildung nicht nötig ist, da eine solche auch ohne Wundreiz erfolgen, aber auch bei starkem Wundreiz ausbleiben kann [2]), und *zweitens*, dass das *Aufhören der Wasserleitung* in den Gefässen jedenfalls als ein sehr wichtiger, wenn nicht der hauptsächliche Faktor der Thyllenbildung anzusehen ist. Es liegen noch eine Reihe von anderen Beobachtungen und Versuchen vor, die das bestätigen; doch möge an dieser Stelle das Angegebene genügen [3]).

Nun haben wir aber gesehen, dass die Sistirung der Wasserleitung in den Gefässen ein Vorgang ist, der für die Thyllenmutterzellen mit einer Aenderung der Druck-, Sauerstoff- und Wasserverhältnisse ihrer Umgebung und vielleicht auch einer Functionsänderung verbunden ist. Diese Factoren wären nun für sich der experimentellen Prüfung zu unterziehen. Da jedoch die darauf abzielenden Versuche noch kein bestimmtes Resultat ergeben haben, so möchte ich vorerst die Analyse der Ursachen der Thyllenbildung hier abbrechen. Vorderhand kann also nur als mit einiger Sicherheit nachgewiesen gelten, dass die Thyllenbildung, die normale wie die traumatische, irgend wie in causalem Zusammenhange mit dem Aufhören der Wasserleitung in den Gefässen steht. Ob die alte Vermutung von Unger (867, p. 766) und Böhm (879, p. 231), wonach die dabei erfolgende Erfüllung der Tracheen mit Luft von normalem Sauerstoffgehalt die nächste Ursache der Thyllenbildung darstellt, das Richtige trifft, bleibt unentschieden. Manches spricht dafür,

---

Leitungswege im Ausläufer, je weniger ihre Thätigkeit in Anspruch genommen wird, regressive Veränderungen eingehen, die Gefässe bilden Verstopfungen aus, die Siebröhren Callusmassen, und schliesslich erlischt der Stoffaustausch in diesen Bahnen vollständig".

2) Es ist dabei natürlich immerhin sehr wol denkbar, dass, wie das z. B. Molisch (888, p. 295) annimmt, der Wundreiz eine die Thyllenbildung *beschleunigende* Wirkung hat.

3) Natürlich muss erst durch ausgedehnte Versuchsreihen festgestellt werden, ob sich dieser vorerst an wenigen Pflanzen gemachte Befund auf alle Fälle von Thyllenbildung verallgemeinern lässt. Es is nicht unmöglich, dass in manchen Fällen, z. B. da, wo die Thyllen das Gefäss nicht völlig verstopfen und zur Stärkespeicherung dienen, andre Momente auslösend wirken, etwa überreiche Stoffzufuhr, wie sie beim herbstlichen Erfülltwerden des Stammes mit Reservestoffen, aber auch bei Verwundungen durch Stoffstauung eintritt.

Einiges dagegen (vgl. MOLISCH 888, p. 294). Sicheres werden weitere Versuche ergeben.

Zum Schlusse möchte ich noch mit einigen wenigen Worten auf eine Erscheinung eingehen, die man — meines Erachtens mit Unrecht — mit der Thyllenbildung in engen Zusammenhang zu bringen pflegt, nämlich die Ausfüllung von grossen Interzellularräumen oder Lücken, die normalerweise oder nach Verwundung im Grundgewebe entstehen, durch Wucherungen umgrenzender Parenchymzellen. Dahin gehört z. B. die Ausfüllung der grossen Luftkanäle von Nymphaea (MELLINK 886) und bei Selaginella (MOLISCH 888, p. 293) nach Verwundung, ferner die Bildung des Dilatations-Parenchyms beim Dickenwachstum zahlreicher Lianen und des Füllgewebes für die Lücken, die beim tangentialen Dickenwachstum des Pericykels (PITARD 901) oder beim Zerreissen der Blattspuren im normalen Verlauf des Dickenwachstums der Coniferen und Dicotylen (TISON 903) sich auftun.

Es erscheint mir in diesen und anderen Fällen nicht angebracht, diese parenchymatischen, eher an Callus erinnernden Zellwucherungen den Thyllen anzureihen. Denn sie entstehen offenbar nur als Folge einer Verwundung, bestehe diese nun in einem traumatischen Eingriffe von aussen oder einer im normalen Entwickelungsverlaufe entstehenden inneren Zerreissungswunde, deren Nachbarschaft offenbar für die sie schliessenden Zellen irgendwie den Reiz zu Wachstum und Teilung abgibt. Bei den Thyllen dagegen fanden wir den Wundreiz als nebensächlich, und bei ihnen ist überdies und vor allem der Raum, in den sie später hineinwachsen, schon lange bevor dies geschieht vorhanden, und es bedarf also noch eines besonderen Reizes, um dies schon längst mögliche Hineinwachsen zu veranlassen. Die Ursache der Thyllenentstehungen ist also wahrscheinlich eine andere als die der letzterwähnten Bildungen, die Aehnlichkeit zwischen beiden daher eine mehr äusserliche, und es dürfte sich infolgedessen empfehlen, die beiden Vorgänge nicht in zu engen Zusammenhang zu bringen.

LITTERATUR.

A. DE BARY (877). Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.

J. BÖHM (867). Ueber Function u. Genesis der Zellen in den Gefässen des Holzes. Sitz.-Ber. d. kais. Ak. d. Wissensch. Wien 1867. Bd. 55. II. Abt. p. 851—866.

—— (879). Ueber die Function der vegetabilischen Gefässe. Botan. Zeitung Bd. 37. 1879. p. 225.

A. BURGERSTEIN (904), Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904.

F. CZAPEK (897). Ueber die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper. Sitz.-Ber. d. kais. Ak. d. Wissensch. Wien 1897. Bd. 106 I. Abt. p. 117—170.

H. E. DEVAUX (902), Dépression de l'air dans les vaisseaux ligneux. Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux. Bd. 57. 1902, p. LXXV—LXXVIII.

G. DUTAILLY (879), Sur quelques phénomènes déterminés par l'apparition tardive d'éléments nouveaux dans les tiges et les racines des Dicotylédones. Thèse Bordeaux 1879.

E. KÜSTER (903). Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

J. F. A. MELLINK (886), Zur Thyllenfrage. Botan. Zeitung Bd. 44. 1886, p. 745—753.

H. MIEHE (902), Ueber correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. 37. 1902, p. 527—593.

H. MOLISCH (888). Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze. Sitz.-Ber. d. kais. Ak. d. Wissensch. Wien 1888. Bd. 97, I. Abt. p. 264—299.

W. PFEFFER (897, 901), Pflanzenphysiologie. B. I. 1897. Bd. II. Leipzig 1904.

J. PITARD (901), Recherches sur l'évolution et la valeur anatomique et taxinomique du Péricycle des Angiospermes. Thèse Bordeaux 1901.

E. PRAËL (888), Vergleichende Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume. Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. 19. 1888. p. 1—81.

M. REES (868), Zur Kritik der BÖHM'schen Ansicht über die Entwicklungsgeschichte und Function der Thyllen. Botan. Zeitung Bd. 26. 1868, p. 1—11.

(H. v. REICHENBACH) (845), Untersuchungen über die zellenartigen Ausfüllungen der Gefässe. Botan. Zeitung Bd. 3. 1845, p. 225.

H. SCHELLENBERG (896), Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembran. Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. 29. 1896, pp. 237—266.

H. SCHENK (893), Beiträge zur Anatomie der Lianen. Jena 1893.

G. v. SCHLEPEGRELL (892), Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Tubifloren. Botan. Centrallblatt Bd. 49. 1892, p. 193.

H. SOLEREDER (899), Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.

L. STABY (885), Ueber den Verschluss der Blattnarben nach Abfallen der Blätter. Diss. Berlin 1885.

R. STOLL (874), Ueber die Bildung des Kallus bei Stecklingen. Botan. Zeitung Bd. 32. 1874, p. 737.

E. STRASBURGER (891), Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

A. TISON (900), Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones. Thèse Caen 1900.

—— (903), Des traces foliaires des Conifères dans leur rapport avec l'épaississement de la tige. Trav. du Labor. de Botan. de la Fac. de Sciences. Caen 1903.

F. UNGER (867), Ueber die Ausfüllung alternder und verletzter Spiralgefässe durch Zellgewebe. Sitz.-Ber. d. kais. Ak. d. Wissensch. Wien 1867. Bd. 56. I. Abt. p. 751—769.

A. Wieler (888), Ueber den Anteil des secundären Holzes der dicotyledonen Gewächse an der Saftleitung und über die Bedeutung der Anastomosen für die Wasserversorgung der transpirirenden Flächen. Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. 19. 1888, p. 82—137.

—— (897), Die gummösen Verstopfungen des serehkranken Zuckerrohrs. Beitr. z. wissensch. Botanik Bd. 2. 1897, p. 29—139.

4. Notiz über das mehrjährige Wachstum der Früchte von Callistemon-Arten.

Bei der Mehrzahl der periodisch blühenden Gewächse sind wenigstens an demselben Zweige die Früchte längst ausgereift und abgefallen, wenn die neuen Blüten aufbrechen. Demgemäss ist auch die Entwickelungszeit der Früchte für gewöhnlich keine sehr lange und solche, die jahrelang zur Reife brauchen, sind jedenfalls selten.

Bei einigen aus Australien stammenden Callistemon-Arten, die im Berggarten von Tjibodas cultivirt werden, fand ich nun ein solches sehr lange andauerndes Wachstum der Früchte. Es ist von diesen und einigen verwandten Myrtaceen bekannt, dass ihre ährenförmigen Blütenstände regelmässig an der Spitze durchwachsen, sodass vegetative und fertile Regionen an ein- und demselben Zweig regelmässig miteinander abwechseln (Hildebrand 882, p. 70), und dass die Früchte noch so lange am Stamme sitzen bleiben, dass man verschiedenen Blühperioden entstammende an derselben Achse finden kann (de Candolle 835, p. 154 und Roeper ebda. Anm. 1). In Tjibodas kommen die fast baumartig entwickelten Sträucher regelmässig zur Blüte, — in welchen Intervallen, kann ich nicht angeben. Vermutlich blüht ein- und dieselbe Achse mehr als einmal im Jahre. Aus jeder Blüte, fast ohne Ausnahme, entsteht eine Frucht, und diese bleibt in der Tat lange am Stamme sitzen, ohne abzufallen. So fand ich im Maximum die Früchte von sieben Blühperioden noch an einem Stamme sitzen, immer eine Fruchtzone durch eine sterile Region von der anderen getrennt.

Was aber nun das Auffällige an dieser, soweit ja schon von

Decandolle gemachten Beobachtung ist, ist der Umstand, dass die Früchte nicht nur am Stamme haften bleiben, sondern dass sie bis kurz vor dem Moment des Abfallens noch *wachsen*. Das geht ohne Weiteres daraus hervor, dass die Früchte um so grösser sind, je älter und dicker der Zweig an der Stelle ist, wo er sie trägt. Und zwar wachsen sie nicht nur in die Dicke, sondern nehmen im allgemeinen nach und nach an Volumen und Gewicht zu. Einige Maassangaben mögen das illustriren.

	Zweigumfang.	Durchmesser der Frucht			Durchschnittliches Gewicht.
		Minimum.	Maximum.	Durchschnitt (aus 25).	
Callistemon coccineus F. v. M.	21 mm.	7 mm.	8 mm.	7,7 mm.	0,261 g
	30 »	8,5 »	9,5 »	8,8 »	0,354 g
	59 »	10 »	11 »	10,1 »	0,434 g
Callistemon phoeniceus Lindl.	16 »	6,5 »	8,5 »	7,7 »	0,242 g
	20 »	8 »	9 »	8,3 »	0,280 g
	70 »	10 »	11,5 »	10,9 »	0,454 g

Der Zweig von Callistemon phoeniceus, dessen Maassverhältnisse an letzter Stelle angegeben sind, war der älteste mit Früchten besetzte, der mir zu Gesichte kam; genau kann ich nicht feststellen, wie alt er war, immerhin dürfte es mehrere Jahre gedauert haben, ehe er den Durchmesser von ca. 4,5 cm. erreichte. Denn die Callistemon-Arten sind ausserordentlich hartholzig und wachsen verhältnismässig langsam.

Zweifellos haben wir also in den Kapseln von Callistemon Früchte, die jahrelang zu wachsen imstande sind. Auch in den ältesten fand ich die Samen noch darin, und diese scheinen erst mit der ganzen Frucht abzufallen. Ob sie schon eher reif werden, wann ihre Keimfähigkeit beginnt, und ob sie überhaupt in den alten Früchten noch keimfähig sind, konnte ich nicht untersuchen. Jedenfalls lieferte immer nur ein Teil der zahlreichen Samenknospen Samen, in denen der Embryo leicht zu erkennen ist.

Die Früchte sind holzige Kapseln, die frühzeitig infolge der Sclerotisirung fast aller Gewebeschichten ziemlich hart werden, und es fragt sich, wie ihr Dickenwachstum zustande kommt. Im Allgemeinen sind bei trocknen Früchten nach KRAUS (866, p. 97) schon „zur Zeit der Blüthe sämmtliche Gewebe der Frucht angelegt und die ganze Entwicklung des Pericarps besteht von der Blüthe an in der Ausbildung der Gewebe". Das spätere Dickenwachstum der Frucht besteht demgemäss im Wesentlichen in der Streckung und Erstarkung der zur Zeit der Befruchtung schon vorhandenen Zellen, wobei natürlich immerhin hier und da eine geringe Zellvermehrung durch regellose Teilung vorkommen mag. Eine solche findet sich etwas häufiger bei dem Dickenwachstum der fleischigen Früchte (GARCIN 890), bei denen aber auch alle später in der reifen Frucht zu findenden *Gewebesysteme* schon im unbefruchteten Fruchtknoten angelegt sind. Innerhalb dieser Gewebeschichten treten dann abgesehen von Streckung und Volumenzunahme der Zellen auch Teilungen ein, die aber immer mehr oder weniger regellos erfolgen und nie etwa nach cambialem Modus erfolgen.

Da also eine gleichmässige Neubildung von Gewebeschichten bei dem Dickenwachstum der Früchte im Allgemeinen nicht vorkommt, so fehlt auch die Korkbildung. KRAUS (866, p. 87) bemerkt ausdrücklich für trokene Pericarpien, *nirgends* sei die äussere Epidermis „durch Korkbildung entfernt oder unterlagert, wie das z. B. bei selbst einjährigen Samenschuppen der Coniferen oder an den Knospendecken der Rosskastanie vorkommt". Das gilt natürlich erst recht für die innere Epidermis. — Ebensowenig findet sich im Allgemeinen bei fleischigen Früchten regelmässige Korkbildung. GARCIN (890, p. 282), der sehr zahlreiche Früchte aus allen Familien, auch von Myrtaceen (Psidium cattleyanum), untersucht hat, bemerkt, dass er nur bei einer einzigen Pflanze, bei Mespilus germanica, ein Korkcambium in der Frucht habe finden können. Andere Angaben über das normale Vorkommen von Kork bei Früchten — von Wundkorkbildung sehe ich selbstverständlich hier ab — habe ich nicht finden können.

Bei den erwähnten Callistemon-Arten nun vollzieht sich das Dickenwachstum der Früchte abgesehen von der Volumenvergrösserung der zur Blütezeit im Fruchtknoten schon vorhandenen Zellen zu einem nicht geringen Teile durch eine *Korkbildung* (vgl. Fig. 5), die auf der Tätigkeit eines Cambiums beruht. Dieses Korkcambium gibt nur nach aussen Zellen ab. Und da die Zahl der Zelllagen in der Korkschicht um so grösser ist, je älter die Frucht wird, so muss man annehmen, dass das Cambium continuirlich, wenn auch in langsamem Tempo, jahrelang bis kurz vor dem Abfallen der Frucht tätig bleibt. Offenbar beruht auf dieser Tätigkeit allein die Dickenzunahme der Frucht in ihren letzten Stadien, da die mittleren Zellen des Perikarps (p und vor allem scl in Fig. 5) dann längst sclerotisirt sind. An den ältesten Früchten, die ich fand, zählte ich bis zu 40 Korklagen auf dem Querschnitt, die aber dann keine so eng geschlossene Masse mehr darstellten wie die in Fig. 5 dargestellten, die einer jungen Frucht angehören, sondern hier und da schuppig abblätterten. Doch waren die Reste der Epidermis (ae) immer noch vorhanden.

Im Fruchtknoten der offenen Blüte ist von dieser Korkschicht noch keine Andeutung vorhanden. Die Epidermis, deren Aussenwand schon stark verdickt ist, ist hier einzellig und schliesst sich unmittelbar an die parenchymatischen Zellen (p) an, in die in geringen Abständen Oellücken (o) in der für die Myrtaceen charakteristischen Ausbildung eingelagert sind, und zwar so, dass nur drei bis vier Zellreihen zwischen ihrer äusseren Wand und der Epidermis sich dazwischenschieben. In einer dieser Zellreihen, nie in der Epidermis selbst, differenzirt sich nun das Korkcambium gleichmässig und gleichzeitig an allen Punkten der äusseren Fruchthülle. Bemerkenswert ist, dass sich bei Callistemon phoeniceus, nicht aber bei Callistemon lanceolatus auch entlang der *inneren* Epidermis (ie) Ansätze zu einer Korkcambium-Bildung (ic) zeigen, die indessen immer mehr oder weniger localisirt bleiben und nie einen so erheblichen Teil des Gesammtzuwachses liefern als das äussere Cambium.

LITTERATUR.

A. P. DE CANDOLLE (835), Pflanzenphysiologie. Uebersetzt von ROEPER. Bd. II. Stuttgart 1835.

A. G. GARCIN (890), Recherches sur l'histogénèse des péricarpes charnus. Ann. des sciences nat. Botanique. 7. sér. Bd. 12. 1890, p. 175—401.

F. HILDEBRAND (882), Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwickelung. Englers Jahrbücher. Bd. 2. 1882, p. 51—135.

G. KRAUS (866), Ueber den Bau trockner Perikarpien. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 5. 1866, p. 83—126.

5. Ueber correlative Beziehungen zwischen Blatt und Achselknospe.

Zwischen Blatt und Achselspross bestehen zunächst rein morphologische Beziehungen insofern, als bei den Siphonogamen bekanntlich die seitlichen Verzweigungen, von Adventiv-Sprossen und einigen Ausnahmen abgesehen, in der Achsel der Blätter angelegt werden. Wir müssen aber auch das Bestehen noch anderer, correlativer Beziehungen zwischen beiden Organen annehmen, die in gegenseitigen Beeinflussungen der Entwickelung und Gestaltung zum Ausdrucke kommen.

Es ist bekannt, dass Achselknospen, die — je nach ihrer Stellung im Verzweigungssystem — im normalen Verlaufe der Entwickelung gar nicht oder erst in einer folgenden Vegetationsperiode ausgetrieben wären, zu sofortigem Wachsen veranlasst werden können, wenn man ihre Tragblätter auf einem gewissen jugendlichen Entwickelungs-Stadium entfernt. Unter Umständen genügt, um dies zu erreichen, sogar schon ein Wegschneiden der Blattspitzen an jungen Zweigen („Pincement Grin", SORAUER 886, p. 640). Wenn also die Achselknospen ohne Entfernung oder Entspitzung der Blätter *nicht* austreiben, so könnte man geneigt sein zu schliessen, dass von seiten der Blätter, wenigstens solange sie noch nicht ausgewachsen sind, eine correlative Hemmung ausgeht, die das Austreiben ihrer Knospen verhindert. Aber dieser Schluss wäre nur dann gerechtfertigt, wenn auch

das Abschneiden eines einzigen Blattes schon die vorzeitige Entwickelung der zugehörigen Achselknospe zur Folge hätte. Das ist aber im allgemeinen nicht der Fall, wenigstens nicht bei vielblättrigen Zweigen. Und die totale Entlaubung eines Zweiges, wie sie zur proleptischen Entwickelung aller oder einiger Knospen nötig ist, beeinflusst den Zweig nach so vielen Richtungen hin und ändert in ihm so viele Faktoren, dass ein Rückschluss auf das Bestehen direkter Correlationen zwischen Blättern und Achselgebilden in dem gekennzeichneten Sinne aus diesem Versuche nicht statthaft erscheint. In der Tat kommen hier wol auch in erster Linie Correlationen zwischen den Knospen unter sich und zwischen dem Versuchszweig und anderen Zweigen derselben Pflanze in Betracht.

Dagegen weisen auf das Bestehen solcher quantitativer Correlationen zwischen dem Blatt und seinem Achselprodukt die Ergebnisse einiger Versuche von Berthold (904, p. 206) hin, der an Ahornpflänzchen (Topfexemplaren) im Sommer immer das eine Blatt des Quirles entfernte, sobald es mit den Fingern zu fassen war, das andere aber daran beliess. Infolge dieser Operation blieben die Achselknospen der fortgenommenen Blätter weit hinter den gegenüberstehenden zurück, ohne dass diese übrigens austrieben. Das Gleiche ergaben entsprechende Versuche mit Tilia grandifolia.

Abgesehen von diesen Bertholdschen Versuchen liegen meines Wissens keine Erfahrungen vor, die eine direkte Correlation zwischen Blatt und Achselknospe bewiesen. Vor Allem liegen auch noch keine experimentellen Anhaltspunkte für das Bestehen einer umgekehrten Wechselbeziehung vor, wonach also das Blatt in seiner Ausbildung abhängig von dem Vorhandensein oder Wachstum des Achselsprosses wäre. Auf Grund einer gelegentlichen Beobachtung habe ich nun in Buitenzorg einige Versuche über das Bestehen einer solchen Correlation angestellt, über deren Erfolg ich hier kurz berichten möchte.

Die gelegentliche Beobachtuug, die Anlass zu den Versuchen gab, bezog sich auf den Blütenstand von Congea tomentosa Roxb. var. rosea, einer Verbenacee. Die einzelnen Cymen stehen an

dieser Inflorescenz in den Achseln von Hochblättern, die die Dekussation der Blätter der vegetativen Region fortsetzen und ziemlich klein und unansehnlich sind. Die beiden einander gegenüberstehenden Hochblätter sind natürlich gleichgross. Nun kommt es aber gelegentlich vor, dass in der Achsel des einen die Cyme sehr frühzeitig vollständig verkümmert, und dann lässt sich stets beobachten, dass das Tragblatt der verkümmerten Teilinflorescenz erheblich grösser und laubblattähnlicher wird als das, in dessen Achsel sich die Blüten ungestört entwickelt haben. Aehnliche Fälle sind übrigens auch sonst von Hochblättern der Blütenregion bekannt (vgl. z. B. Goebel 880, p. 824).

Natürlich liegt es hier sehr nahe anzunehmen, dass zwischen Achselspross und Tragblatt ein compensatorisches Verhältnis besteht, und es erschien mir als sehr wahrscheinlich, dass sich Entsprechendes auch noch anderwärts finden lassen müsse. Dabei war zu bedenken, dass man natürlich von vornherein das Bestehen derartiger Wechselbeziehungen nur bei Pflanzen erwarten kann, bei denen, wie das bei den Blütenständen ja im Allgemeinen der Fall ist, der Achselspross schon lebhaft sich zu entwickeln beginnt, während das Blatt selbst noch klein ist und wächst. Wo also die Knospe erst austreibt, wenn das Blatt mit seinem Wachstum ganz oder fast zu Ende ist, wie bei der Mehrzahl unsrer krautigen Gewächse, da kann auch ein frühzeitiges Entfernen der Achselprodukte kaum einen messbaren Erfolg haben. Ferner war bei der Wahl der Versuchsobjekte zu berücksichtigen, dass man natürlich Achselknospen zur Exstirpation heraussuchen muss, von denen man mit Bestimmtheit voraussehen kann, dass sie normalerweise sofort austreiben.

Nun gibt es eine ganze Reihe von Pflanzen mit so gesetzmässiger Aststellung (vgl. die Angaben von Raciborski 901), dass dies leicht möglich ist. Am besten sind natürlich solche Objekte für unsre Versuche geeignet, bei denen sich ausnahmslos in jeder Blattachsel ein Zweig entwickelt. In Buitenzorg fanden sich verschiedene Pflanzen, bei denen das zutrifft, und

unter ihnen wählte ich meine Versuchspflanzen. Die Versuche bestanden einfach darin, dass, so frühzeitig als das möglich war, der Achselspross mit einer Pincette aus der Achsel eines Blattes herausgebrochen wurde, ohne das Letztere selbst zu verletzen. Bei decussirt beblätterten Pflanzen wurde die Operation immer nur an einem Blatte je eines Wirtels vorgenommen und beobachtet, ob sich aus dem Umstande, dass das eine Blatt einen lebhaft wachsenden Achselspross trug, das andere nicht, Entwickelungs-Differenzen zwischen beiden ergaben. Wenn etwa Ersatzsprosse aus der Wundfläche gebildet wurden oder schon vorhandene oder übersehene Beiknospen austrieben, so wurden auch die weggenommen, so wie sie entdeckt wurden.

Das Resultat war in manchen Fällen (Coffea arabica, Garcinia cornea, Garcinia mangostana, Gnetum gnemon, alles Pflanzen mit decussirter Blattstellung und Seitenzweigen in jeder Blattachsel) ein durchaus negatives, d. h. es liess sich in der Entwickelung der Blätter mit und ohne Achselspross nicht der geringste Unterschied constatiren. Dagegen zeigten sich solche Verschiedenheiten bei anderen Objekten, am ausgeprägtesten bei einigen Acanthaceen: Barleria cristata, Dicliptera spec., Hypoëstes Zollingeriana, bei denen die Operation in der Blütenstands-Region vorgenommen worden war, sowie bei einigen Eupatorium-Arten, vor allem Eupatorium repandum und bei der nicht decussirt, sondern spiralig beblätterten Ardisia crispa var. crenulata, bei der ebenfalls der Achselspross eines jeden Blattes sehr frühzeitig austreibt.

Bei Ardisia bleiben die Blätter, denen der Achselspross genommen worden war, nicht unerheblich kleiner als normale Blätter, auch fielen sie viel eher ab als diese; in den anderen Fällen trat dagegen eine nicht sehr erhebliche, aber doch sehr deutliche und durchaus constante Vergrösserung der ihrer Achselprodukte beraubten Blätter ein. Es trat auf diese Weise bei den an sich durchaus isophyllen Versuchspflanzen eine mehr oder weniger starke Anisophyllie ein. Natürlich stellte sich aber dieser Erfolg nur ein, wenn die Knospe möglichst frühzeitig

entfernt wurde, zu einer Zeit, wo *beide*, Blatt und Achselspross, im lebhaftesten Wachstum begriffen waren.

Aus diesen Versuchen ergibt sich mit Sicherheit eine correlative Abhängigkeit des Blattes von dem Vorhandensein und Wachstum des zugehörigen Achselsprosses: wird dieser rechtzeitig entfernt, so entwickelt sich das Blatt anders als wenn der Spross gleichzeitig mit ihm austreibt. Wird es grösser als normal, so kann man sich etwa vorstellen, dass zwischen beiden Organen eine Art Concurrenz hinsichtlich der Nährstoffbeschaffung besteht, die mit der Entfernung des einen Teiles zu Gunsten des anderen entschieden wird, und die im natürlichen Entwickelungsgange vielleicht so weit geht, dass die endliche Grösse des Blattes durch die immer grösser und schliesslich übermächtig werdende Concurrenz des Achselsprosses mitbestimmt wird. Wenn dagegen das Blatt im Versuche kleiner bleibt, wie bei Ardisia, so könnte das daran liegen, dass hier das Blatt und seine Knospe von vornherein beim Bezug von Nährstoffen aus dem Stamme eine Einheit bilden, sodass bei Entfernung des einen Teiles der andere leiden muss [1]). In diesem Zusammenhange sei daran erinnert, dass Wiesner (889, p. 7) in der Transpiration des Blattes den Faktor sieht, der die Axillarknospe in ihrer Weiterentwickelung hemmt. Indessen erscheint es mir wahrscheinlich, dass es nicht allein, vielleicht nicht einmal in überwiegendem Maasse die modificirten Ernährungsverhältnisse sind, sondern Wechselbeziehungen andrer Art, die die Aenderung der Blattentwickelung nach Entfernung der Achselknospe bedingen. Welcher Art diese Wechselbeziehungen sind, lässt sich ohne weitere eingehende Versuche wol kaum analysiren.

Vielleicht ist eine solche correlative Beeinflussung des Blattes durch seine Achselknospe verbreiteter. Nur kann sie natürlich äusserlich nur zur Geltung kommen, solange beide Organe gleichzeitig im Wachstum begriffen sind. Da nun die Knospen

---

1) Den Gegenversuch bei Ardisia, ob bei frühzeitigen Entfernung eines Blattes der zugehörige Achselspross zurückbleibt, habe ich nicht angestellt.

der vegetativen Region bei der Mehrzahl der Gewächse erst dann ihre volle Ausbildung erreichen oder austreiben, wenn das Blatt sein Wachstum ganz oder fast ganz abgeschlossen hat, so kann die correlative Beziehung in dem gekennzeichneten Sinne nur in der ersten Entwickelungszeit der Knospe bestehen und dürfte sich bald umkehren in eine correlative Beeinflussung des Knospenwachstums durch das Blatt, wie sie unter Anderem in der Entwickelungshemmung der Knospe zum Ausdruck kommt, und wie sie auch die Bertholdschen Versuche erweisen. In der Blütenregion aber machen die Knospen für gewöhnlich eine solche Periode des Wachstumsstillstandes nicht durch, sondern entwickeln sich — wie die vegetativen Seitensprosse von Eupatorium u. s. w. — einmal angelegt continuirlich weiter. „Es findet also in der Blütenregion eine Beschleunigung in der Seitensprossbildung statt, welche vielfach verknüpft ist mit einer Reduktion in der Bildung der Stützblätter, welche bis zum völligen Verschwinden derselben geht" (Goebel 901, p. 618). Auf Grund unsrer Versuche lässt sich wol vermuten, dass es sich hier ebenfalls — wenigstens in manchen Fällen — um direkte correlative Beziehungen zwischen Stützblatt und Blüte handelt: die kräftige, rasche Entwickelung der Blüte hat das Kleinerbleiben des Deckblattes zur Folge. Dem entspricht, dass, wie schon erwähnt wurde, bei Verkümmerung der Blüte häufig Verlaubung des Stützblattes eintritt.

Auch bei den Erscheinung der habituellen *Anisophyllie* scheinen ähnliche correlative Beziehungen zwischen Blatt und Achelspross zu walten. Es scheint bei anisophyllen Pflanzen nicht vorzukommen, dass sich aus allen Blättern Zweige entwickeln, sondern diese stehen entweder in den Achseln der grossen Blätter, dann aber aller grossen (Colubrina nepalensis, Randia dumetorum, Elatostemma Junghuhniana, Centradenia inaequalifolia) oder aller kleinen (Boerhavia diandra, Pilea muscosa) (vgl. Raciborski 901, p. 16). Bei Colubrina nepalensis gelang es mir, durch frühzeitiges Ausbrechen der Achselsprosse der grossen Blätter das Ausmaass der Anisophyllie etwas zu *vermindern*, bei andern anisophyllen Gewächsen hatte aber die Operation keinen Ein-

fluss. Immerhin halte ich es nicht für unwahrscheinlich, dass die Anisophyllie durch Correlationen zwischen Blatt und Achselknospe natürlich nicht veranlasst, aber in manchen Fällen verstärkt wird.

LITTERATUR.

G. Berthold (904), Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. Bd. II. Teil 1. Leipzig 1904.

K. Goebel (880), Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitung Bd. 38. 1880. p. 753.

—— (901), Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

M. Raciborski (901), Ueber die Verzweigung. Ann. du Jardin Botan. de Buitenzorg. II. Sér. Bd. 2. 1901, p. 1—67.

P. Sorauer (886), Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd. I. Berlin 1886.

J. Wiesner (889), Der absteigende Saftstrom und dessen physiologische Bedeutung. Botan. Zeitung Bd. 47. 1889, p. 1.

6. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Sympodien-Bildung bei Crossandra.

Crossandra infundibuliformis (L.) Nees ist ein niedriger, schönblühender Strauch aus der Familie der Acanthaceen, dessen complicirter morphologischer Aufbau von Raciborski (901, p. 59 ff.) klargelegt wurde. Die Pflanze (vgl. die Abbildung bei Raciborski l. c. Fig. 31, p. 60) trägt scheinbar an einer deutlich entwikkelten Hauptachse vierblättrige, nicht miteinander alternirende Quirle in regelmässigen Abständen. In der Achsel von je einem Blatte eines solchen Wirtels steht ein ährenförmiger Blütenstand, und alle diese fertilen Blätter stehen in einer Orthostiche übereinander.

Wie die nähere entwickelungsgeschichtliche Untersuchung ergibt, sind die viergliedrigen Scheinquirle aus je zwei zweigliedrigen zusammengezogen, und der ganze Sprossaufbau ist ein sympodialer: der Vegetationspunkt wird jedesmal nach der Ausgliederung des oberen Laubblattpaares zu einem Blütenstand. Dagegen entwickelt sich eine der Achselknospen aus dem oberen Blattpaare des Scheinwirtels sehr rasch und sehr stark zu einem

Verlängerungsspross, der den ursprünglich terminalen Blütenstand übergipfelt und zur Seite drängt, wieder zwei Blattpaare producirt und dann seinerseits mit einer Blütenähre abschliesst. Eine neue Achselknospe übernimmt dann die Verlängerung des Systems. Von den Achselsprossen des unteren Blattpaares bleibt der eine gewöhnlich ruhend, der andre entwickelt sich zu einem dem Muttersspross ähnlichen Zweig.

Diese Verzweigungsart gilt aber nur für die blühenden Sprosse, nicht blühende tragen regelmässig decussirte Blattpaare und sind echte Monopodien.

Bei Gelegenheit von Stecklingsculturen, die ich zunächt zu anderen Zwecken mit dieser Pflanze anstellte, beobachtete ich nun, dass die sympodialen Sprosse unter den Bedingungen des Versuches das sympodiale Wachstum einstellten und monopodial weiterwuchsen, wobei sie auch die viergliedrigen Scheinquirle nicht mehr bildeten, sondern zweigliedrige Wirtel, die durch gleichlange Internodien von einander getrennt waren. Versuche, die Bedingungen dieser Umwandlung zu präcisiren, ergaben, dass in erster Linie die Lichtintensität, vielleicht auch Feuchtigkeitsdifferenzen maassgebend sind: *bei* (relativ) *geringer Lichtintensität* (verbunden mit grosser Luftfeuchtigkeit) *wächst Crossandra infundibuliformis nur monopodial*, bei starker Lichtintensität sympodial. Auch die umgekehrte Umwandlung gelang leicht; Zweige, die im Versuche monopodial geworden waren, kehrten zur Sympodien-Bildung zurück, als sie wieder nach vorsichtiger Gewöhnung an die grössere Helligkeit und geringere Feuchtigkeit ausgepflanzt wurden.

Versuche, die Bedingungen sympodialen Wachstums experimentell zu ergründen, liegen, soviel ich sehe, bisher nicht vor. Wiesner (889, p. 4) sucht die Entstehung des Sympodiums bei verschiedenen Holzgewächsen, Tilia, Ulmus, Fagus u. a. durch die Wirkung des absteigenden Saftstromes zu erklären: die Endknospe soll einfach deshalb eingehen, weil ihr durch die lebhaft transpirirenden Blätter das Wasser entzogen würde. In sehr feuchtem Raum müssten also auch diese Pflanzen monopodial wachsen. Aber Wiesner hat seine Vermutung nicht

durch Versuche gestützt, überdies könnte sie naturgemäss nur für Pflanzen gelten, bei denen die Endknospe ihr Wachstum gänzlich einstellt. Ernährungsverhältnisse scheint CELAKOVSKY (898, p. 326) in einer gelegentlichen Aeusserung als ausschlaggebend für den Wachstumsmodus anzusehen; Versuche fehlen aber auch bei ihm.

Bei Crossandra infundibuliformis ist es sicher, dass die Sympodien-Bildung von der Lichtintensität abhängig ist. Aber diese Tatsache wird dadurch complicirt, dass das Beibehalten oder Verlassen des sympodialen Wuchses stets, in der Natur wie im Versuche, Hand in Hand geht mit dem Beibehalten oder Aufgeben der Blütenbildung. Damit schliesst sich aber die Erscheinung an andere bekannte an. Von VÖCHTING (893) wurde zuerst festgestellt, dass man es bei Mimulus Tillingii in der Hand hat, die Pflanze durch Variirung der Lichtintensität in bestimmten Intervallen blühen zu lassen, oder sie in dauernd vegetativem Wachstum zu erhalten. Seitdem ist das auch für eine Reihe andrer Pflanzen durch Anwendung verschiedener Methoden bekannt geworden (vgl. bes. KLEBS 903 und 904). Auch GOEBELS (898, p. 121 ff.) Versuche über die Bedingungen der Rückkehr zur Jugendform gehören zum Teil hierher.

In unserem Falle existirt nun zwischen der vegetativen und der fertilen Region der Pflanze nicht nur der Unterschied, dass den Achseln der Blätter in dem einen Falle vegetative Zweige, im anderen Blütenstände entspringen, sondern es wird auch der Gesamtaufbau des Sprosses mit der Blühreife ein ganz andrer. Wenn also blühende Crossandra-Sprosse durch Verringerung der Lichtintensität wieder vegetativ werden und dabei von der sympodialen zur monopodialen Wachstumsform zurückkehren, so liegt wahrscheinlich keine direkte Hemmung der Sympodien-Bildung als solcher vor, sondern der Übergang von der einen Wachstumsweise zur andern ist nur aufzufassen als Teilerscheinung des Überganges vom generativen zum vegetativen Wachstum. Und damit ordnet sich das Verhalten der Crossandra infundibuliformis als besonders anschauliches Beispiel einem wie es scheint allgemein giltigen Gesetz unter, wonach *zwischen der Blütenbildung*

einerseits und der Gestaltung und Verzweigungsweise des Sprosses in der Blütenregion andrerseits so enge Correlationen bestehen, dass die eine nicht ohne die andere auftreten kann. Wenigstens ist es noch nicht gelungen, sie zu trennen.

Es wäre natürlich an sich ebenso gut denkbar gewesen, dass, um wieder auf Crossandra zu exemplificiren, durch die Verminderung der Lichtstärke lediglich die Blütenbildung als solche unterdrückt, das sympodiale Wachstum aber beibehalten worden wäre; die jeweiligen Endscheitel der einzelnen Glieder des Sympodiums hätten sich dann einfach anstatt zu Blütenständen zu sterilen Zweigen entwickelt. Wie wir gesehen haben, war das nicht der Fall, und es scheint auch in allen andern bekannten Fällen nicht möglich zu sein, die Blütenbildung zu unterdrücken und dabei die charakteristische Gestaltung der blühenden Sprosse, wenn diese überhaupt von der der vegetativen verschieden ist, unverändert zu lassen.

So fand Klebs (903, p. 69), dass die Blütenstände von Veronica chamaedrys bei der experimentellen Sistirung der Blütenbildung alle Merkmale der sterilen Stengel, in Form, Grösse und Stellung der Blätter, Behaarung, Verzweigung u. s. w. wieder annehmen, ebenso die von Sempervivum Funkii (904, p. 262) und anderen Pflanzen. Auch hier wäre es ja denkbar gewesen, dass die Blütenstände ihre charakteristische Wachstumsweise beibehalten, nur eben in den Achseln der Blätter anstatt Blüten vegetative Sprosse gebildet hätten. Wenn aber einmal ein Blütenstand beim Weiterwachsen seine morphologischen Besonderheiten *beibehält*, dann gibt er auch die Blütenbildung nicht auf, wie die andauernd als Blütenstand weiterwachsende Inflorescenz von Veronica anagallis bei Klebs (903, p. 119) beweist. Und das scheint mir ebenso wie das Verhalten der Crossandra infundibuliformis für das Bestehen solcher schwer oder gar nicht löslicher Correlationen zwischen Blütenbildung und Gestaltung des blühenden Sprosses zu sprechen. Weitere Versuche hierüber sind mit Crossandra und anderen Pflanzen beabsichtigt.

LITTERATUR.

L. Čelakovský (898), Ueber einige dem phytotatischen Gesetze unterliegende Fälle von Verzweigung. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 32. 1898, p. 323—360.

K. Goebel (898), Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

G. Klebs (903), Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

—— (904), Ueber Probleme der Entwickelung. Biolog. Centralbl. Bd. 24. 1904, p. 257.

M. Raciborski (901), Ueber die Verzweigung. Ann. du Jardin Botan. de Buitenzorg. II. Sér. Bd. 2. 1901, p. 1—67.

H. Vöchting (893), Ueber den Einfluss des Lichts auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 25. 1893, p. 149—208.

J. Wiesner (889), Der absteigende Saftstrom und dessen physiologische Bedeutung. Botan. Zeitung Bd. 47. 1889, p. 1.

ERKLÄRUNG DER TAFEL I.

Fig. 1. *Callicarpa spec. Boeroe.* Hort. bogor. I = Internodien, N = Nodien. I, III, V = die lateralen, II, IV die verticalen Blattpaare. A = Achselknospen. — $^1/_2$ nat. Grösse. Die Blätter sind im Verhältnis zu klein und schematisirt. (Genter gezeichnet).

Fig. 2. *Querschnitt durch den Scheitel eines Seitenastes von Callicarpa sp. Boeroe.* I, III = die lateralen, II, IV = die verticalen Blattpaare. A = Achselknospen. Der Pfeil gibt die Richtung der Schwerkraft an. Die schraffirten Stellen sind dicht mit Haaren besetzt.

Fig. 3. *Basaler Teil der Haarthylle von Jacquemontia violacea.* G = Gefässlumen.

Fig. 4. *Gefässquerschnitte von Jacquemontia violacea mit haarförmigen Thyllen.* Nähere Erklärung im Text.

Fig. 5. *Querschnitt durch das Perikarp einer jungen Frucht von Callistemon phoeniceus Lindl.* ae = äussere, ie = innere Epidermis. K = Kork. ac = äusseres, ic = inneres Korkcambium. o = Oellücke. p = Parenchymzellen. b = Bündelzellen. scl = Sclerenchym.

ÜBER DIE VERÄSTELUNG BEI MONOKOTYLEN BÄUMEN.

I. DIE VERÄSTELUNG VON PANDANUS.

Von

J. C. SCHOUTE.

(Mit 27 Figuren).

EINLEITENDES.

Die oberirdische Verästelung, die Bildung blatttragender Zweige ist bei den dikotylen Bäumen, von der mechanischen Seite betrachtet, eine ziemlich einfache Sache.

Jeder Ast wird als ein Zweiglein gebildet, das je nach der betrachteten Art und nach seiner individuellen Anlage stärker oder schwächer, jedenfalls aber ziemlich dünn und lang ist, und mechanisch seine geringe Last zu tragen vermag, viel mehr aber auch nicht. Wächst im nächsten Jahr die Endknospe weiter, und werden Seitentriebe gebildet, so werden dadurch die mechanischen und die damit Hand in Hand gehenden physiologischen Ansprüche gesteigert; das sekundäre Dickenwachstum des Zweiges ist aber da, um eine Steigerung der Leistungsfähigkeit den Bedürfnissen entsprechend zu ermöglichen. So werden allmählich oft meterdicke Äste gebildet, und fortwährend findet sich -- im allgemeinen natürlich — die schönste Harmonie zwischen Leistungsfähigkeit und gestellten Ansprüchen.

Es leuchtet sofort ein, dass eine solche Übereinstimmung von Funktion und Fähigkeiten bei den monokotylen Bäumen nicht bestehen kann, weil das sekundäre Dickenwachstum hier — mit Ausnahme der Liliifloren — fehlt. Bei diesen Bäumen hat der Ast, der einmal gebildet ist, einen bestimmten Querschnitt, der

sich nicht mehr ändern kann, wie sehr auch die Ansprüche, die an den Ast gestellt werden, sich steigern mögen. Zweifelsohne in engem Zusammenhang mit dieser Tatsache sind die meisten monokotyledonen Bäume einfach, unverzweigt; die schwierige Aufgabe der Astbildung ohne Dickenwachstum ist hier nicht gelöst. Nur einzelne Gruppen unter den monokotylen Bäumen zeigen verästelte Bäume; diese sind folgende:

1. Das Geschlecht *Pandanus*,
2. ein oder zwei Arten der Gattung *Hyphaene* unter den *Palmen*,
3. viele *Liliiflore* Bäume,
4. die *Bambusen*.

Weiter kommen vereinzelt in den verschiedensten Palmengeschlechtern als individuelle, mehr oder weniger monstruöse Erscheinung verästelte Exemplare vor.

Von den vier genannten Gruppen (*Pandanen*, *Liliifloren*, *Palmen* und *Bambusen*) können wir, als von den übrigen gänzlich abweichend, die *Bambusen* von der Betrachtung ausschliessen. Bei den *Bambusen* zeigt jeder Stamm und jeder Ast eine begrenzte Entwicklung: alle Zweige und Blätter werden schnell nacheinander gebildet, und die ganze Blätterkrone des Stammes entfaltet sich auf einmal; nachher werden keine Zweige und Blätter mehr gebildet. Hier wird also an jeden Zweig nur ein einziges, ein für allemal bestimmtes Mass von Ansprüchen gestellt, das sich nicht mit der Zeit ändert.

Ich werde deshalb die *Bambusen* nicht behandeln. Bei den drei übrigen Gruppen (*Pandanus*, *Palmen* und *Liliifloren*) findet man dagegen unter sich stark übereinstimmende Verhältnisse. Jeder Ast verlängert sich, so lange er lebt. Die Basis des Astes hat also immer mehr zu tragen, immer steigen die Ansprüche, ohne dass die Fähigkeiten zunehmen. Hier ist also immer der Ast schon bei der Bildung ein mächtiger Körper, fast ebenso dick oder sogar ganz so dick wie der tragende Ast.

Die Bildung solcher dicken Seitenäste ist eine merkwürdige Sache, die ein genaues Studium verdient. Die ruhenden Knospen sind bei allen diesen Bäumen von ganz gewöhnlichen Dimensionen, bisweilen sogar sehr klein, z. B. ein mm oder

noch weniger[1]). Dennoch entwickeln diese Äste, die solche kleinen Knospen tragen, zu gelegener Zeit Seitenäste, welche bisweilen 10 cm oder sogar noch mehr Durchmesser haben, und die auf einer ganz breiten Basis im Stamme inseriert sind.

Diese interessante Entwicklung ist aber nur unter der Bedingung möglich, dass die Knospen sofort nach ihrer Bildung austreiben. Nur dann, wenn sie sich noch in der Nähe des Vegetationspunktes der grossen Knospe des Hauptstammes befinden, und alles umringende Gewebe somit noch jugendlich ist, können die Knospen die zur Astbildung erforderlichen Dimensionen noch erreichen; die umringenden Teile des Tragastes sind alsdann noch fähig, unter dem Einflusse der Astbildung in solchen Richtungen zu wachsen, die eine feste Verbindung von Trag- und Seitenachse ermöglichen.

Die häufigste Veranlassung dieser frühen Entwicklung ist wohl der Verlust des Vegetationspunktes der tragenden Achse durch irgend eine Ursache. In diesem Falle sehen wir, dass eine oder zwei, seltener drei oder bisweilen noch mehrere der höchsten Knospen sich zu kräftigen Seitenästen entwickeln.

Die Ursache, welche die Endknospe des Stammes verdirbt, kann zweierlei sein. Erstens kann die Knospe verbraucht werden zur Bildung eines terminalen Blütenstandes. Dieses ist der häufigste Fall bei denjenigen Formen, die sich regelmässig verästeln: *Pandanus*, *Liliifloren*, und wahrscheinlich auch *Hyphaene*. Zweitens kann die Endknospe durch zufällige Umstände seinen Vegetationspunkt verlieren: durch Insektenbiss, Krankheit oder dergleichen. Wir finden dies bei denjenigen Formen, die sich äusserst selten verästeln, den *Palmen*, mit Ausnahme von *Hyphaene*[2]). Endlich kann, wie gesagt, eine Achselknospe — oder auch Adventivknospe — sich entwickeln, ohne dass die Endknospe geschädigt ist; in diesem Fall sind natürlich andere Einflüsse die Ursache, die meistens nicht so leicht anzugeben sein werden.

---

1) Vgl. SCHUMANN, Die Verzweigung der Pandanaceen, ENGLERS Jahrb. Bd. 23, 1896, auf S. 563 und 564.

2) Vergl. MORRIS: On the phenomena concerned in the production of forked and branched Palms. Journal of the Linnean Society, Botany, 29, 1893, S. 281.

Es versteht sich, dass nur die *Pandanen*, *Hyphaene* und *Liliifloren* für ein regelmässiges Studium leicht zugänglich sind. Wenn ein verästelter *Cocos nucifera* noch nicht einmal auf eine Million Exemplare vorkommt, so ist das Material zu selten um es in genügenden Quantitäten zu bekommen. Ich habe mich daher beschränkt auf zwei der regelmässig sich verästelnden Formen: *Pandanus* und *Liliifloren*. Die Ergebnisse der Untersuchung der *Pandanen* liegen hier vor, die einiger *Liliifloren* werden in einem zweiten Abschnitt folgen.

DIE VERÄSTELUNG VON PANDANUS.

Die Gattung *Pandanus* bietet uns das schönste Beispiel der verästelten Bäume ohne Dickenwachstum. Die Gattung umfasst etwa 150 Species, die alle oder fast alle regelmässig verästelt sind. Wie ich schon oben sagte, und wie auch von Warburg [1]) und anderen [2]) hervorgehoben wird, verästeln diese Bäume sich gewöhnlich, nachdem durch hervorgegangene Blüte die Endknospe des Stammes verloren gegangen ist (die Blüte ist terminal). Es bilden sich dann ein, zwei oder drei, seltener mehrere Seitenäste annähernd auf gleicher Höhe. Wenn nur ein Seitenast auftritt, bekommt dieser gewöhnlich denselben Durchmesser wie der Tragast, und stellt sich in dessen Verlängerung, und zwar so vollkommen, dass der sympodiale Ast bei oberflächlicher Betrachtung ganz einheitlich erscheint. Wenn sich zwei Äste bilden, so sind diese Äste etwas dünner als der Hauptast, und man bekommt eine anscheinend dichotome Gabelung. Bei drei Ästen ist das Resultat eine gleichmässige Dreiteilung. Es können aber bei gewissen Species auch Seitenknospen austreiben aus einem normalen unverletzten Stamme; auch in diesem Falle erreichen die Seitenäste Dimensionen, welche geringer als die des Hauptastes, jedoch noch immer beträchtlich sind.

Die inneren Vorgänge bei der Verästelung sind schon früher von Schumann besprochen worden. Er betrachtet den Fall, wo

---

1) Warburg, Pandanaceae in Englers Pflanzenreich IV, 9, 1900, S. 4.

2) Schumann, l. c., S. 560.

nur eine Seitenknospe auftritt, und äussert dabei [1]) „die Vermutung, dass beiden Teilen [d. h. der Infloreszenz und der Seitenknospe] schon in der ersten Anlage die gleiche Masse gesichert sein dürfte: mit anderen Worten, . . . dass am Vegetationskegel eine Parzellierung in zwei gleiche oder annähernd gleiche Teile stattfinden dürfte".

Wir werden sehen, dass diese Meinung nicht ganz richtig ist, und jedenfalls kein gutes Bild von den wirklichen Verhältnissen gibt.

Zu meiner eigenen Untersuchung benutzte ich hauptsächlich folgendes Material:

1. einen blühenden Ast eines männliches Exemplares von *Pandanus tectorius* Sol. aus der Mangrove von Tandjong-Priok.
2. mehrere fruchttragenden Äste und einen blühenden männlichen Ast von *P. tectorius* Sol. von der Südküste Javas, von Batoe Oelar in der Nähe von Poeger.
3. drei Verästelungsstücke von einem *P.* sp. aus dem Urwald von Tjibodas.

Diese letztere Art, soviel ich weiss die einzige im Urwald von Tjibodas wachsende, war in Buitenzorg nach einer vorläufigen Bestimmung des Herrn Koorders als *P. furcatus* Roxb. bezeichnet. Nach Warburg kommt auf Java *P. furcatus* nicht vor, wohl aber die äusserst nah verwandte *P. pseudolais* Warb. Vielleicht ist sie also die betrachtete Art.

I. PANDANUS TECTORIUS SOL.

Wie auch bei dem Material von *Pandanus* sp. habe ich nur diejenige Form der Verästelung studieren können, die nach der Blütenbildung auftritt. Die seltenere Form, dass eine Seitenknospe sich an einem normalen vegetativen Stamm entwickelt habe ich nicht beobachtet, wahrscheinlich kommt es bei diesen Arten auch nicht vor.

Von den verschiedenen Formen, in denen die Verästelung nach

---

1) l. c., S. 567.

der Blütenbildung auftritt, ist die merkwürdigste diejenige, wo nach vorhergegangener Blüte nur ein einziger Seitenast gebildet wird. Denn in diesem Fall erreicht der Seitenast die grössten Dimensionen; er wird nämlich ganz dem Tragaste gleich; ausserdem stellt er sich in dessen Verlängerung und bildet mit dem Hauptast einen leidlich guten einheitlichen Ast. Wenn wir einen solchen sympodialen Ast auf einem medianen Längsschnitt betrachten, so bekommen wir ein Bild wie Fig. 1 [1]).

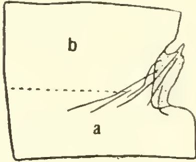


Fig. 1. *Pandanus* sp. aus dem Garten in Buitenzorg. (Diese Art war dem *P. tectorius* in der Verästelung sehr ähnlich, daher benutze ich die Fig. 1 und 2 an dieser Stelle). Medianer Längschnitt durch ein sympodiales Aststück. Der Schnitt geht durch den seitlich gestellten Infloreszenzstiel. Punktiert ist der braune abgestorbene Teil des Stieles. Etwa $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

An der rechten Seite ist der Rest der Infloreszenz, der durch die neue Knospe zur Seite gedrängt worden ist; zum grössten Teil ist dieser Rest abgestorben und braun gefärbt; dieser Teil ist in der Figur punktiert wiedergegeben. Von den vielen Gefässbündeln, die aus dem Stamm in den Infloreszenzstiel einbiegen, sind einzelne angegeben, um ihre Richtung zu zeigen. Aus der weiteren Gefassbündelanordnung geht deutlich hervor, wie ich später an grösseren Figuren erörtern werde, dass der Teil *a*, unterhalb der horizontalen punktierten Linie ganz von der Hauptachse gebildet worden ist, der Teil *b* dagegen zum grössten Teil von der neuen Knospe herrührt. Der neue Ast sitzt also mit einer breiten, soliden Basis auf der Spitze des Hauptastes. Wie ein solches Sympodium von aussen betrachtet aussieht, kann man an Fig. 18 beobachten, von der ich später noch sprechen werde. Hier sei zur Erklärung dieser Figur nur bemerkt, dass der Infloreszenzstiel *I* in 18 *A* aus einer Einsenkung hervortritt, und demzufolge in dem um 90° gedrehten Objekt (18 *B*) grössenteils verdeckt ist, nur einige anhaftende Fasern sind zu beobachten. Die punktierten Teile sind mit Epidermis bekleidet; die dicht aufeinander stehenden Blattnarben sind weiss gehalten.

---

1) Die Figuren 1 und 2 sind nach der Natur gezeichnet, ohne Camera. Die folgenden Figuren sind sämtlich mit der Camera lucida gezeichnet, soweit sie nicht als schematisch bezeichnet sind.

Das Merkwürdige, dasjenige, was einer näheren Erklärung bedarf, ist hier also, wie die breite Verbindung der beiden Äste zustande kommt, wie die Seitenachse gebildet wird. Dafür müssen wir zunächst die jungen Stadien zu beobachten versuchen, wo der Seitenast noch ganz klein und unentwickelt ist.

Von diesen Stadien habe ich einige beobachten können. Das jüngste, das ich gesehen habe, ist gleichfalls in einem medianen Längsschnitt, in Fig. 2 *A* abgebildet. Wir sehen neben dem

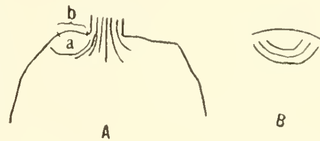


Fig. 2. *Pandanus* sp. aus dem Garten in Buitenzorg. *A.* Medianer Längschnitt durch den blühenden „Kopf" des in Fig. 1 abgebildeten Astes. Der Schnitt geht durch den aufrecht stehenden Infloreszenzstiel und durch eine junge Achselknospe *a*. Etwa ½ nat. Gr. *B.* Dieselbe Seitenknospe mit Angabe der Richtung der Zellanordnung.

noch aufrecht stehenden Infloreszenzstiel an der linken Seite eine neue Knospe sitzen. Im Präparat war deutlich zu beobachten, dass die Partie *a* aus meristematischem Gewebe bestand, während sonst alle Gewebe schon durch ihre Färbung verrieten, dass hier die Zellen schon mehr ausgebildet waren. In der Partie *a* waren die Zellen angeordnet in der Richtung von konzentrischen Bogen; in Fig. 2 *B* ist dieses Verhalten näher illustriert. Dies deutet — der flachen Form der Knospe entsprechend — an, dass die Hauptwachstumsrichtung bisher „tangential" gewesen war; wir müssen uns das so denken, dass die Knospe, die noch nicht auszutreiben angefangen hat, bisher nur mit dem umringenden Gewebe seitlich ausgewachsen ist zu einem flachen, der Stammesoberfläche aufsitzenden Körper. Die feinen jungen Blätter standen nur an dem in Fig. 2 *A* mit *b* bezeichneten Teil der Oberfläche der Knospe inseriert, dies findet später seine Erklärung.

Nach Figur 2 könnte man meinen, dass diese Knospen von oben her betrachtet kreisrund sind. Dem ist aber nicht so; vielmehr sind sie halbmondförmig. Der Ort, an dem die Knospe entsteht — der Raum zwischen zwei mehr als halbstengelumfassenden Blättern — ist, wie man leicht einsieht, eine ringförmige Zone; und weil der Vegetationskegel oben flach ist, so liegt diese ganze Zone annähernd in einer Ebene; wie in der

schematischen Figur 3. Von dieser ringförmigen Zone nun nimmt die Knospe etwa die Hälfte ein; demgemäss ist die Knospe von oben her betrachtet ein schmales sichelförmiges Gebilde. Die Blätter in dieser sichelförmigen Knospe sind folgendermassen verteilt. Wie bei so vielen Monokotyledonen, ist auch hier das erste Blatt der Seitenknospe, das sogenannte Vorblatt, adossiert und zweikielig. Dieses Vorblatt nimmt nun fast den ganzen sichelförmigen Raum der Knospe ein; nur in der Mitte ist ein verhältnismässig kleiner Raum von fast runder Form, wo die weiteren Blätter in grosser Zahl auftreten. Deutlich sind diese Verhältnisse in Fig. 4, wo ein Ast nach der Blütenbildung drei Seitenäste zu bilden im Begriff ist. Die Seitenäste sind schon ziemlich weit entwickelt, die genannten Verhältnisse sind aber klar. Der Ast ist von oben her betrachtet, nachdem sämtliche Blätter sowie der

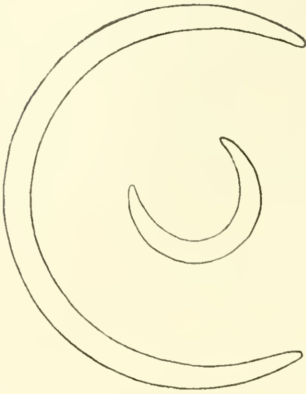


Fig. 3. Schematische Darstellung von zwei aufeinanderfolgenden Blättern im flachen Vegetationskegel, mit einem flach ringförmigen Internodium dazwischen, in der die Seitenknospe auftreten wird.

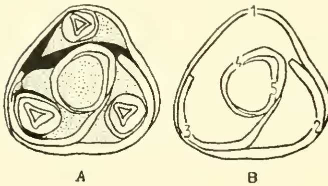


Fig. 4. *Pandanus tectorius* Sol. *A* Blühender männlicher Ast aus der Mangrove von Tandjong Priok. Querschnitt durch den Infloreszenzstiel samt umringenden Blättern des Astes und der drei Seitenknospen, nur wenig oberhalb der Insertionen des Infloreszenzstieles und der Seitenknospen geführt. Punktiert sind der Infloreszenzstiel und die Vorblätter. Die schwarzen Teile sind bei der Präparation entstandene leere Räume. Das zweite Blatt jeder Knospe ist angedeutet nebst zwei Richtungslinien der inneren. *B* Die 5 Blätter der Hauptachse aus Fig. *A* gesondert dargestellt und mit Ziffern belegt nach der natürlichen Folge. Etwa $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Infloreszenzstiel bis auf wenige mm oberhalb ihrer Insertion abgeschnitten sind. Der Infloreszenzstiel und die soliden Körper der Vorblätter sind der Deutlichkeit halber punktiert; diese Punkte stellen keine Gefässbündel dar. Die schwarzen Teile sind offene Stellen, die bei dem Schneiden entstanden sind. Die einzelnen Knospen sind in diesem Fall nicht einmal halb stengelumfassend; sonst aber sind sie genau gebildet wie in den betrachteten Fällen, wo nur eine Seitenknospe sich entwickelt.

In dieser Figur sieht man nun, wie jedes Vorblatt adossiert ist; die beiden Kiele schmiegen sich an die Hauptachse an und sind hier von fast dreieckiger Form [1]).

Für die weitere Entwicklung dieser Knospe gebe ich zunächst drei Abbildungen von einem Ast des fruchttragenden Materials, wo sich nach der Blüte zwei Seitenäste gebildet haben. Von diesem Aststück sind alle Blätter und der Fruchtstiel bis auf ± 3 cm oberhalb der Insertionen abgeschnitten. Der so behandelte Ast ist in Fig. 5 von oben her betrachtet abgebildet. Man sieht

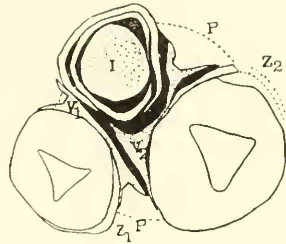


Fig. 5. Ast von *P. tectorius*, fruchttragendes Material von Batoe Oelar, mit zwei sich entwickelnden Seitenästen, von oben her betrachtet. Der Fruchtstand und alle Blätter sind bis etwa 3 cm über den Insertionen abgeschnitten. Wie in Fig. 4 sind Infloreszenzstiel und Vorblätter punktiert, und die leeren Räume schwarz angegeben. *I* Infloreszenzstiel, V_1 und V_2 Vorblätter der unteren und der oberen Knospe, Z_1 und Z_2 das zweite Blatt jeder Knospe Das Blatt Z_2 war teilweise entfernt. *P* gibt die Lage der Peripherie der niedriger liegenden Hauptachse an. Etwa ½ nat. Gr.

den Fruchtstiel (*I*) wieder punktiert, und auch hier von zwei normalen Blättern umgeben. Die beiden Seitenäste haben auch nur wieder ein zweikieliges adossiertes Vorblatt (*V*), das ebenfalls punktiert dargestellt ist. Die von dem Vorblatt zum Teil eingeschlossenen höheren Blätter der Seitenachsen sind hier aber zu einer grossen Zahl herangewachsen, und nehmen einen beträchtlichen Raum in Anspruch. Die äusseren Blätter sind schon fast ausgewachsen und haben eine grüne funktionierende Spreite. Von diesen Blättern ist wieder nur das erste gezeichnet (*Z*) und von den weiteren *eine* Richtungslinie. Dass die Vorblätter sowohl von den höheren zur selben Achse gehörigen Blättern, als von der Hauptachse nur einen so kleinen Teil mit ihren Rändern

---

1) In Figur 4 sind die weiteren Blätter der Seitenknospen nicht gezeichnet. Es waren aber in dem Objekt noch mehrere deutlich wahrzunehmen. Hieran konnte festgestellt werden, dass die Anordnung der Blätter sofort streng nach der normalen Divergenz von etwas mehr als ⅓ angeordnet waren, und dass die Äste sämtlich dem Tragast gegenüber antidrom waren. Bei der Untersuchung von 10 weiteren Seitentrieben dieser Ast fand ich immer dasselbe: sofort die normale Divergenz und die Seitentreibe mit der Hauptachse antidrom. Von den 13 Seitenästen waren 6 schraubig, 7 gegenschraubig, von insgesamt beobachteten 21 Ästen waren 11 schraubig, 10 gegenschraubig. Beides wird also gleich oft vorkommen.

und ihren Kielen umfassen, rührt daher, dass der Schnitt hier ± 3 cm oberhalb der Insertion angefertigt ist, weiter nach unten ist das anders, wie die folgenden Figuren zeigen.

Fig. 6 gibt den nämlichen Ast wieder, von derjenigen

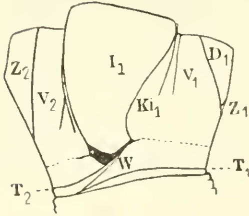


Fig. 6. Derselbe Ast wie in Fig. 5, von der Stielseite. Buchstaben wie in 5, ausserdem T_1 und T_2 Tragblätter der beiden Knospen, W seitlicher Wulst, Ki_1 Kiel des Vorblattes der unteren Knospe, D_1 drittes Blatt der unteren Knospe, I_1 unteres der beiden den Infloreszenzstiel umgebenden Blätter.

Seite gesehen, an der sich der Infloreszenzstiel befindet. Dieser Stiel ist etwas zur Seite gedrängt von den beiden Ästen, die ihre seitliche Lage (Blattstand etwa $^1/_3$) durch ungleiches Wachstum in eine diametral opponierte überbringen. Daher ist der schwarze Fleck unterhalb des Stieles angebracht, als Bezeichnung einer tiefen Lücke unter dem überhangenden Stiel. Nach Fig. 5 müssen wir in Fig. 6 an der rechten Seite des Stieles die untere Seitenachse beobachten. Der grösste Teil dieser Achse wird in Fig. 6 eingenommen von dem Vorblatt, dass mit V_1 bezeichnet ist, wie alles, was zu dieser Knospe gehört mit 1 bezeichnet ist. Das Vorblatt wird nach unten zu, wie schon gesagt. deutlicher stengelumfassend. Ganz unten umfassen die beiden Vorblätter etwa $^5/_6$ des Umkreises; die beiden Ränder nähern sich bis auf noch nicht 2 cm. Auch der Kiel, mit Ki bezeichnet, breitet sich nach unten zu mehr um den Stiel aus. Die Insertion des Vorblattes ist von einer punktierten Linie angedeutet. Aus der Lage dieser Insertion ist ersichtlich, dass der Kiel sogar ganz unten etwas über seiner Insertion ausgeladen ist. Die Buchstaben Z_1 und D_1 deuten das zweite und dritte Blatt der unteren Knospe an. An der linken Seite des Stieles sehen wir die höhere Knospe in derselben Weise; V_2 ist das Vorblatt; von dem Kiel des Vorblattes ist hier nicht viel zu sehen; die Insertion ist wieder punktiert, und auch der Unterrand des Kieles wieder etwas ausgeladen. Von den weiteren Blättern ist hier nur das zweite Blatt zu sehen. Mit T_1 und T_2 sind die Insertionen von den beiden Tragblättern der beiden

Knospen angedeutet. Diese beide Insertionen sind von denjenigen bedeutend weiter entfernt als sonst die Insertionen zu sein pflegen; m. a. W. das Internodium zwischen T und V hat sich bei jeder Knospe besonders stark gedehnt. Während sonst die Blätter so dicht aufeinander gestellt sind, dass eine freie Oberfläche fast gar nicht existiert, ist hier eine grosse, freie Oberfläche vorhanden. Dieses Internodium erstreckt sich nun nicht nur unmittelbar unterhalb dem von der Seitenachse eingenommenen Raum, sondern noch weiter; wir sehen in Fig. 6 einen mit W angedeuteten dicken Wulst, der sich von dem Rand der Insertion des Vorblattkieles noch eine ganze Strecke ausdehnt.

In Fig. 7 ist der nämliche Ast von der gegenüberliegenden Seite her abgebildet. Die eingezeichneten Buchstaben haben die nämliche Bedeutung; wir sehen auch hier die beiden gestreckten Internodien und den rechten Wulst der unteren Knospe, von der wir den linken in Fig. 6 schon sahen. Die beiden Wülste der oberen Knospe sind zum grössten Teil verdeckt, nur in Fig. 6 ist der rechte Wulst zum Teil zu sehen. Der linke Wulst ist aber auch vorhanden, wie ich durch Wegschneiden der unteren Seitenachse erfuhr. Hierbei stellte sich ebenfalls heraus, dass auch an der Innenseite des Seitensprosses, an der nach der Hauptachse gekehrten Seite, das stark ausgewachsene Internodium in ungefähr gleicher Ausbildung zu sehen war. Ich werde das später noch an einem Schnitt deutlich zeigen.

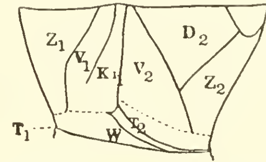


Fig. 7. Derselbe Ast von der gegenüberliegenden Seite. Buchstaben wie in den vorigen Figuren.

Wir haben hier also folgende Verhältnisse. Von dem in Fig. 3 schematisch angedeuteten Raum, welcher der Knospe zur Verfügung steht, nimmt die Knospe selber einen grossen Teil ein, wie Fig. 8 es schematisch angibt. In dieser Fig. ist V das Vorblatt, T das Tragblatt, und I_1 das erste Infloreszenzblatt. Dass die Knospe einen so grossen Platz einnimmt, rührt von den Kielen her, die an beiden Seiten sehr stark entwickelt sind. Wenn die Knospe auszuwachsen anfängt, findet ein ungewöhn-

lich starkes Wachstum in denjenigen Teilen statt, die zwischen dem Vorblatt und den Blättern T und l_1 liegen. Dadurch kommt die Knospe auf ein langes Internodium zu sitzen, die Knospe wird sozusagen „gestielt". Dieses Wachstum erstreckt sich aber noch weiter als die eigentliche Knospe; an beiden Rändern der Knospe erstreckt sich ein Wulst, sodass die Basis der Knospe insgesamt $^3/_4$ Umkreis umfasst. Die Knospeninsertion hat also drei verschiedene Teile: der zentrale Teil mit den normalen Blättern, die Basis der Kiele, und die der Wülste.

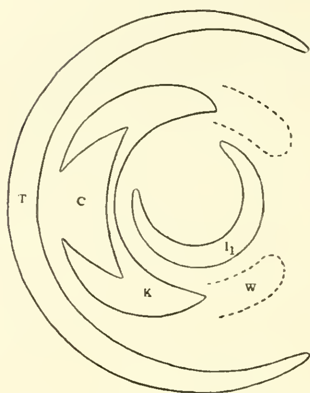


Fig. 8. Schematische Darstellung der Knospenanlage auf dem in Fig. 3 gegebenen Internodium. Die Knospe besteht aus drei verschiedenen Teilen, dem zentralen Teil C, den Kielen K und den Wülsten W. T Tragblatt der Knospe, l_1 erstes höheres Blatt.

Die morphologische Natur des einen gestreckten Internodiums ist ohnehin nicht ganz klar. Man kann es nämlich betrachten als einen Teil des Hauptstammes, als zur Knospe gehörig oder als aus zwei Teilen verschiedenen morphologischen Wertes bestehend; das hängt alles nur davon ab, wo man die Grenzen der Knospe in der schematischen Fig. 8 zieht. Zieht man sie unmittelbar um das Vorblatt V herum, so ist das ganze Internodium ein Teil des Hauptstammes, ein eigentümlich auswachsender Teil des Internodiums zwischen T und l_1. Zieht man dagegen die Grenzen unmittelbar innerhalb T und ausserhalb l_1, so gehört alles zur Seitenachse. So würde man auf den ersten Blick vielleicht die erste Grenze annehmen, und das Internodium also zum Hauptstamm rechnen. Wenn man aber bedenkt, dass eine freie Internodiumoberfläche sonst nicht gebildet wird, so kann man auch wieder geneigt sein es zur Knospe zu zählen. Es ist schliesslich eine Frage, die nur durch vergleichende morphologische Studien gelöst werden kann. Bei den Gramineen findet man bei einer Seitenknospe öfters unterhalb des zweikieligen adossierten Vorblattes ein freies Internodium, das sogar beträchtliche Dimensionen erreichen kann (z. B. bis 1,5 cm bei *Phalaris minor*,

nach GODRON [1]). Auch bei *Maianthemum bifolium* SCHMIDT kommt nach IRMISCH [2]) ein solches gestrecktes Internodium unterhalb des adossierten Vorblattes vor. Diese Fälle sprechen dafür, dass man das Internodium als zur Knospe gehörig auffassen kann. Unten werde ich auch noch anatomische Gründe anführen, die nach derselben Richtung deuten; ich komme noch darauf zurück.

Wir sind nun soweit vorgeschritten, dass es einigermassen klar ist, wie bei denjenigen Ästen, wo nach vorhergegangener Blüte zwei oder mehrere Seitenachsen sich entwickeln, diese Seitenäste eine ziemlich grosse, breite Verbindung mit dem Hauptast erlangen. Diese grosse Verbindungsfläche erlangt ihre Breite dadurch, dass die Knospe sich mit Hülfe der Kiele und der Wülste auf drei Viertel der Stammesoberfläche ausdehnt; ihr anderer Durchmesser, in Bezug auf die Tragachse der longitudinale, erreicht seine Grösse dadurch, dass die Knospen lange Zeit nur in die Breite wachsen, nicht in die Länge, und weil die umgebenden Blätter wohl älter und grösser werden, in der Mitte aber keine neuen Blätter hinzutreten, so wird der Raum allmählich grösser und grösser, bis endlich die Seitenachse auszutreiben anfängt. Ein nachträgliches Dickenwachstum des Astes ist also gar nicht erforderlich; von vorn herein ist die Verbindung eine genügende.

Derjenige Fall aber, wo nur ein Seitenast auftritt, ist noch gar nicht erklärt werden. Oben sahen wir schon, wie in diesem Fall die Verbindung mit dem Hauptast eine ausserordentlich breite ist, so dass Haupt- und Seitenast eine gerade, walzenförmige Einheit bilden, aus der der Infloreszenzstiel seitlich aus einer Einsenkung hervortritt.

Bevor ich nun das Entstehen dieser Verbindung in Einzelheiten beschreibe, werde ich den Vorgang in seinen allgemeinen Zügen an einigen schematischen Figuren erläutern. Ich habe oben schon dargetan, wie die junge sich entwickelnde Seiten-

1) D. A. GODRON. Les bourgeons axillaires et les rameaux des Graminées. Revue des Sciences naturelles (Montpellier), T. 8, 1879, S. 435.

2) IRMISCH, Beiträge zur vergl. Morph. d. Pfl. 3e Abt., (1856), in: Abh. d. Nat. Ges. zu Halle. 3. Bd. Vergl. dort S. 109 und Fig. 33 und 35 auf Tafel VI.

knospe eine sichelförmige Gestalt besass, und etwa drei Viertel des Stammumkreises einnahm. In Fig. 9*a* gebe ich sehr schematisch an, wie der Körper einer solchen Seitenknospe sich um einen Infloreszenzstiel herum in dem Vegetationskegel der Tragachse befindet. Alle Blattorgane sind weggelassen, nur die Achsenteile sind gezeichnet. Das weitere Wachstum verläuft nun so, wie in den Fig. 9*b*, *c* und *d* angegeben ist: der Körper der

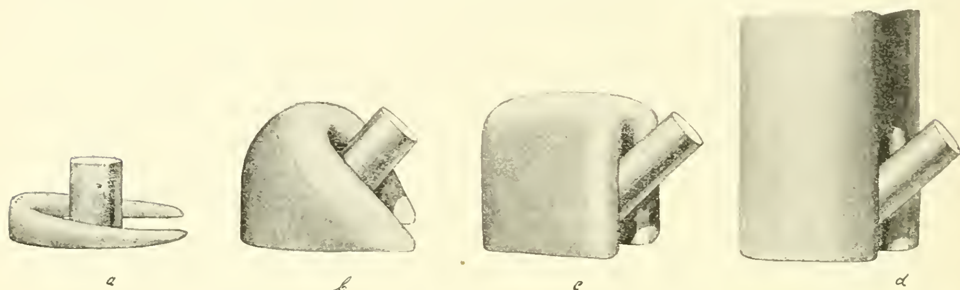


Fig. 9. Schematische Darstellung der Weise, in der der Körper der Seitenachse den Infloreszenzstiel übergipfelt und sich in die Verlängerung der Hauptachse stellt.

Knospe wächst halbkuppelförmig über den Infloreszenzstiel hin und drängt letzteren dabei zur Seite; man kann die Knospe einigermassen vergleichen mit einer beweglichen Kappe eines Wagens, der aufgeschlagen wird.

Von diesem Vorgang habe ich nun drei verschiedene Stadien beobachten können. Das jüngste Stadium ist dasjenige, das schon in Fig. 2 abgebildet ist, das Endstadium (Fig. 18) ist gleichfalls schon erwähnt worden. Ein dazwischenliegendes Stadium lieferte das fruchttragende Material von Batoe Oelar.

Von dem jüngsten Stadium kann ich nicht mehr zeigen, als in Figur 2 wiedergegeben ist.

In dieser Figur waren die jungen Blätter nur an einem Teil der Oberfläche der jungen Knospe inseriert, nicht an der ganzen Oberfläche. Nach dem, was wir nun wissen, ist es uns klar, dass in diesem Schnitt die Knospe nicht ganz median getroffen war, und dass an der linken Seite einer der beiden Kiele getroffen ist, der seiner Dicke wegen zu den alten Blättern gezählt worden ist.

Das zweite Stadium ist nach dem Gesagten analog dem

was wir in Fig. 5—7 erblicken; die Knospe hat schon angefangen auszutreiben, ist aber noch nicht sehr gross. Ein Teil der Blätter funktioniert schon. Wenn wir einen solchen Ast von aussen her betrachten, so bekommen wir Bilder, wie sie in den Figuren 10—13 dargestellt sind. Die Fig. 10 und 11 geben zwei ver-

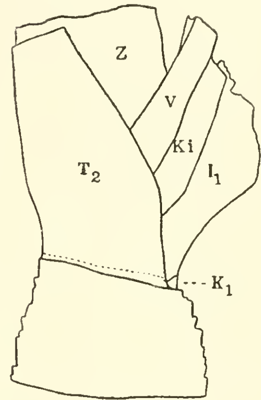


Fig. 10. *P. tectorius* Sol. Fruchttragendes Material von Batoe Oelar. Ast mit einem sich entwickelnden Seitenast. Sämtliche Blätter bis an das Tragblatt der entwickelten Knospe T_2 sind abgenommen. I_1 das niedrigste derjenigen Blätter die den Infloreszenzstiel umgeben. V Vorblatt der Knospe, *Ki* Kiel, Z zweites Blatt, K_1 nicht entwickelte Knospe. Die Insertionsstelle von T_2 ist punktiert angegeben. Etwa $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

schiedene Äste, beide annähernd in der nämlichen Stellung. Der Unterschied besteht nur darin — abgesehen von dem Umstand, dass im zweiten Exemplar die Blätter etwas kürzer zugeschnitten sind, dass an dem zweiten Exemplar das Tragblatt abgenommen ist, am ersten dagegen nicht. Alle niedriger inserierten Blätter sind in beiden Exemplaren weggeschnitten. Die Insertion des Tragblattes T_2 ist in Fig. 10 punktiert gezeichnet, in Fig. 11 als Linie. Das zweite Exemplar ist etwas gegen dass erste gedreht, so dass die Insertionslinie in Fig. 11 etwas kürzer erscheint. I ist in beiden Figuren wieder

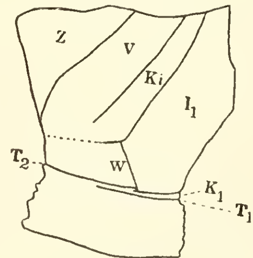


Fig. 11. Ein ähnlicher Ast wie in Fig. 10, etwas mehr von der Stielseite betrachtet. Auch das Tragblatt T_2 ist hier abgenommen. Buchstaben wie in der vorigen Figur, T_1 Insertionsstelle des Tragblattes der Knospe K_1, W der rechte Wulst der Knospe K_2. Etwa $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

die Infloreszenzachse, V das Vorblatt der Seitenachse, *Ki* dessen Kiel, Z das zweite Blatt.

Vergleicht man Fig. 11 mit den Fig. 6 und 7, so sehen

wir zunächst eine grosse Übereinstimmung. Ganz wie dort haben wir hier das stark sich streckende Internodium zwischen T_2 und V_2, die sich dem Infloreszenzstiel anschmiegenden Kiele und als Fortsetzung der Insertion dieser Kiele einen dicken Wulst. Der Unterschied besteht aber darin dass der in den Fig. 9 *a-d* angegebene eigentümliche Wachstumsvorgang hier schon angefangen hat. Wirklich stimmt dieses Stadium etwa mit 9 *b* überein. Von dem in 9 *b* gezeichneten Knospenkörper kommt hier nur der untere Teil ans Licht; von dem freien Rand des halbkuppelförmigen Gebildes nur derjenige Teil, den der Wulst bildet. Dieser Teil hat hier aber eine ganz andere Lage wie in Fig. 6 und 7, ihre Neigung ist bedeutend stärker. Auch ist der Infloreszenzstiel schon stark zur Seite gedrängt, ganz wie in 9 *b*. Wie in diesem Stadium der übrige Teil des Knospenkörpers sich verhält, der Teil, den die Kiele und die inneren Blätter einnehmen, werden wir im Folgenden an Schnitten beobachten können.

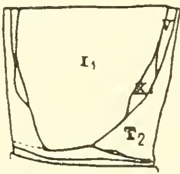


Fig. 12. Derselbe Ast wie in Fig. 10, von der Stielseite betrachtet. Buchstaben wie in Fig. 10.

Die Fig. 12 und 13 geben dieselben Äste wieder, aber von der Infloreszenzseite gesehen, also etwa um 90° gedreht. Die beiden Wülste sind in Fig. 12 zu beobachten. Von der nicht ausgetriebenen Knospe K_1 werde ich unten noch sprechen. Sonst verstehen diese Figuren sich von selbst, die Buchstaben haben dieselbe Bedeutung wie in den obigen Figuren. Um den Vorgang hier mehr im Detail kennen zu lernen, betrachtet man am besten Längsschnitte. In Fig. 14 ist ein Schnitt dargestellt, der senkrecht auf der Fläche der Zeichnung in den Fig. 12 und 13 steht, parallel der Zeichnungsebene der Fig. 10. Der Schnitt geht also median durch Haupt- und Nebenachse. In dieser Figur sind sämtliche Gefässbündel nach der Natur vermittelst Zeichenprisma eingezeichnet. Die punktierte Linie unter der Peripherie stellt die Trennungslinie von Rinde und

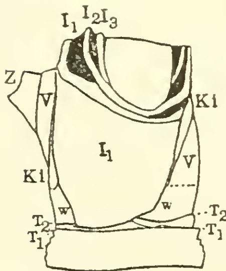


Fig. 13. Derselbe Ast wie in Fig. 11, von der Stielseite betrachtet. I_2 das zweite den Infloreszenzstiel umgebende Blatt. Das dritte Blatt I_3 ist schon höher am Stiel inseriert.

Zentralzylinder dar, eine im Präparat sehr auffällige Linie.

War in den Figuren 10 und 11 von der halbaufgeschlagenen

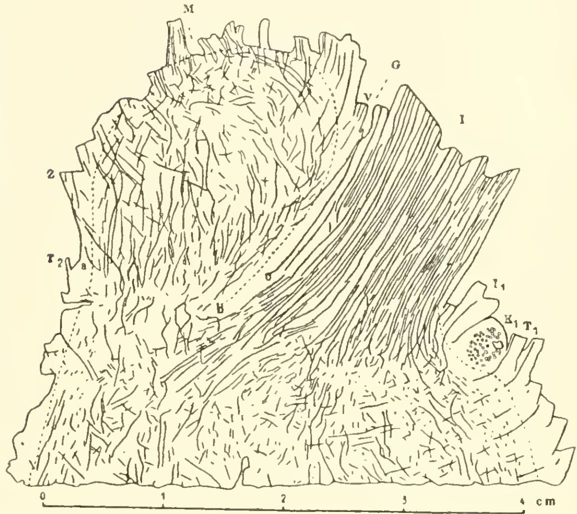


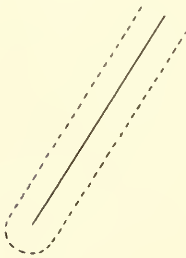
Fig. 14. *P. tectorius* Sol. Fruchttragender Ast von Batoe Oelar. Ast mit einem sich entwickelnden Seitenast. Medianer Längsschnitt durch das Sympodium, der median durch Infloreszenzstiel und Seitenachse geht. Sämtliche Gefässbundel sind mit schwarzen Linien eingetragen. Punktiert ist die Trennungslinie Rinde-Zentralzylinder. T_1 Tragblatt der nicht ausgetriebenen Knospe K_1, T_2 Tragblatt der ausgetriebenen Knospe K_2, von der V das Vorblatt, Z das zweite Blatt, M der organische Mittelpunkt; I_1 das erste den Infloreszenzstiel I umgebende Blatt, das zweite ist an der rechten Seite des Stieles noch zu beobachten. In der Knospe K_1 viele quer durchschnittene Gefässbündel und ein Loch im Präparat. *a*, *b* und *c* sind Stellen der Grenze zwischen Haupt- und Nebenachse.

Wagenkappe nur der untere Teil zu beobachten, hier im medianen Schnitt sehen wir, wie der durch die parallelen Gefässbündel gekennzeichnete Infloreszenzstiel *S* schon von dem Knospenkörper übergipfelt wird, ganz wie in der schematischen Figur 9*b*.

In der Figur sind zum näheren Vergleich die morphologischen Bezeichnungen auch angegeben; diese Bezeichnungen waren durch Betrachtung des längs durchschnittenen Sympodium, von dem der Schnitt angefertigt worden war, leicht zu finden. So ist T_2 wieder die Insertion des Tragblattes der ausgetriebenen Knospe, Z dessen zweites Blatt, die Strecke von T_2 bis Z also das eine grosse Internodium. Die Blattbasen sind äusserst unregelmässig in der Zeichnung, weil beim Abschälen der Blätter die Basen so unregelmässig sich ablösen. Das genannte grosse Internodium finden wir auch an der rechten Seite der jungen Achse; hier dehnt es sich noch viel weiter aus, von dem Punkt *c* bis an die Insertion des Blattes *V* (Vorblatt). Allem Anschein nach wird der Stiel passiv zur Seite gedrängt durch die sich entwickelnde Seitenachse. Wenn wir eine Linie ziehen zwischen

den Punkten T_1 und T_2 (zwei aufeinanderfolgende Blätter der Hauptachse) so sehen wir, dass die Internodien des Hauptstammes unterhalb T_2 an der Knospenseite schon etwas emporgewachsen sind, wie auch in den Figuren 10 und 11 zu beobachten ist; hierdurch wird der Stiel schon etwas schief stehen; seine wirkliche Lage zeigt aber eine bedeutend stärkere Neigung. Wo liegt nun in dieser Figur die Grenzlinie von Haupt- und Nebenachse?

Wir sahen oben, dass diese Grenze äusserlich in dem einen langgestreckten Internodium liegt, vielleicht am Unterrande desselben. Letzteres haben wir einstweilen angenommen, und wir finden nach dieser Annahme schon sofort die zwei Punkte *a* und *c*. Der Punkt *a* versteht sich von selbst, und der Punkt *c* liegt gerade wie *a* am Unterrand des gestreckten Internodiums. Des weiteren kann noch ein dritter Punkt bestimmt werden, nämlich *b*. Hierauf muss ich aber etwas näher eingehen. Sobald die Seitenknospe sich der Infloreszenz angeschmiegt hat, bekommen wir dort natürlich das Verhältnis, dass die beiderseitigen Rinden einander zugewandt sind, und soweit sich keine Blätter zwischen den beiden Achsen befinden, sind die Rinden nur durch die beiden Epidermen getrennt. Man würde also erwarten können, dass die Trennungslinie von Rinde und Zentralzylinder einen Lauf zeigte wie in Fig. 15. Nun ist aber die Rinde in dem Infloreszenzstiel, wenigstens in solchen rohen Präparaten, nicht zu beobachten. Dementsprechend hört in Fig. 14 die Trennungslinie von Rinde und Zentralzylinder auch bei dem Stiel auf, daher ist hier an der linken Seite der aufsteigende Teil der punktierten Linie auch nicht angedeutet. Der zweite Unterschied zwischen der schematischen Figur 15 und dem entsprechenden Teil in Figur 14 ist, dass die punktierte Linie in Fig. 14 beträchtlich weiter nach unten durchgeht, bis an den Punkt *b*. Das rührt daher, dass die Strecke *b*-*c* im Zusammenhang mit der Zurseitedrängung der Infloreszenz beträchtlich gedehnt ist.


Fig. 15. Siehe Tekst.

Wir haben also von der Grenze zwischen Haupt- und Nebenachse drei Punkte bestimmt, *a*, *b* und *c* in Fig. 14. Weiter können wir nicht geraten; wenn wir diese drei Punkte aber durch eine laufende Kurve vereinigen, werden wir nicht soweit gefehlt haben.

Ehe ich nun noch einiges sage von der Gefässbündelanordnung in dieser Figur, will ich erst die Wachstumsverhältnisse an der ähnlichen Figur 16 verfolgen, die ebenfalls einen medianen Längschnitt durch das Sympodium darstellt, der aber den vorigen unter 90° schneidet. Aus der schematischen Figur 9*b* kann man ersehen, wie ein solcher Schnitt die Basis des Infloreszenzstieles schief durchschneiden muss; diesen Teil erkennt man in der Mitte der Figur 16. Von dem Knospenkörper muss nach Fig. 9*b* an beiden Seiten — vorne und hinten — ein Teil durchschnitten werden.

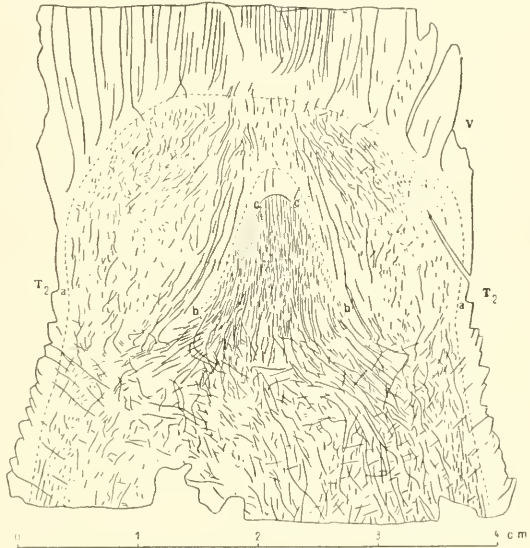


Fig. 16. Ein ähnlicher Ast wie in Fig. 14; medianer Längsschnitt, senkrecht derjenigen, in Fig. 14 abgebildet, geführt. Buchstaben wie dort. Im Infloreszenzstiel ist eine undurchsichtige Stelle punktiert wiedergegeben.

Diese beiden Teile sind auch in Fig. 16 an beiden Seiten des Infloreszenzteiles zu beobachten. Diese Teile hängen aber in Fig. 16 oberhalb des Infloreszenzteiles zusammen. Wenn man aber Fig. 9*b* wieder betrachtet, so ist es klar, dass das nur dadurch bedingt ist, dass die Übergipfelung des Infloreszenzstieles seitens der Knospe schon soweit vorgeschritten ist, dass der Knospenkörper schon in die Achse des Sympodiums gelangt ist. Wenn wir also ein Stadium gehabt hätten, das ein wenig jünger gewesen wäre, so würden wir an beiden Seiten des Stieles zwei getrennte Teile der Knospe gefunden haben.

Die Grenze von Haupt- und Nebenachse lässt sich in ähnlicher Weise wie bei Fig. 14 in drei Punkten bestimmen,

hier beiderseits, zusammen also in sechs Punkten. Die Punkte *a*, *b* und *c* werden aus identischen Gründen bestimmt. Der Unterschied ist nur, dass hier die Strecke *b-c* bedeutend stärker gewachsen ist; dies rührt wahrscheinlich von einem Unterschied der beiden Äste her. Die Grenze Rinde-Zentralzylinder war hier an der dem Stiel zugewandten Seite der Seitenachse nicht so ganz deutlich; namentlich die Lage des Punktes *b* ist nicht so genau zu bestimmen; vielleicht muss der Punkt *b* an beiden Seiten noch etwas niedriger liegen.

Welcher Teil der Nebenachse ist nun an beiden Seiten durchschnitten? Man konnte nämlich entweder den zentralen Teil, oder diejenigen Teile, die von den Kielen bedeckt sind, oder endlich die Wülste getroffen haben. Wir sehen in Figur 16 an beiden Seiten einen Basalrest des Vorblattes; somit sind nicht die Wülste vom Schnitt getroffen, sondern entweder der zentrale Teil oder die von den Kielen bedeckten Teile. Wenn man nun das Stammstück betrachtet, von dem der betreffende Schnitt genommen ist, so stellt sich heraus, dass nicht die Kiele und die von ihnen bedeckten Teile der Achse getroffen sind, sondern der zentrale Teil. Deshalb sind auch in Fig. 16 die beiderseitigen Basalreste des Vorblattes nur wenig dicker als diejenigen anderer Blätter.

Dieser Umstand, dass hier der zentrale Teil der Seitenachse getroffen ist, stellt die eigentümlichen Wachstumsverhältnisse in ein helles Licht. Wenn man Fig. 4 betrachtet und sich einen Schnitt denkt, der das ganze Stück median durchschneidet, in einer Richtung, parallel der Breitenrichtung einer Knospe, so wird die betreffende Knospe gar nicht von dem Schnitt berührt; und wenn man bedenkt, dass da, wo nur eine Knospe auftritt statt dreier, diese eine vielleicht etwas mehr stengelumfassend ist, so kann man sich höchstens denken, dass die beiden Kiele an beiden Seiten gerade berührt werden. Bei dem weiteren Wachstum aber wird die ganze Seitenachse mit ihren Verlängerungen — den Wülsten — wie eine Haube über den Stiel umgeschlagen; dabei kommen die beiden Kiele allmählich mehr und mehr an der Stielseite zu sitzen.

Ich habe oben in Fig. 14 und 16 schon versucht, die Grenze von Haupt- und Nebenachse aus den äusseren morphologischen Verhältnissen zu bestimmen. Ein zweites Mittel, um diese Grenze zu bestimmen, liefert der Gefässbündelverlauf. Die Gefässbündel zeigen im Pandanusstamm den gewöhnlichen monokotylen Verlauf nach dem Palmenschema [1]); in den unteren Hälften der beiden Figuren 14 und 16 sieht man deutlich am Rande die etwa rechteckige Kreuzung der oberen und unteren Enden der Gefässbündel.

Wenn man nun die Anordnung in der Seitenachse betrachtet, so erblicken wie hier dieselbe Anordnung, nur sind die beiden Gefässbündelsysteme von Haupt- und Nebenachse nicht eng verknüpft, sie bilden nicht ein einziges System. Mit einem geologischen Terminus könnte man sagen, die beiden Systeme sind discordant. In Fig. 17 habe ich die beiden Systeme schematisch und in übertriebener Fassung durch einzelne Linien dargestellt; die Betrachtung wird aber Fig. 14 leichter verständlich machen. Den Umriss der Fig. 17 habe ich der Fig. 14 entnommen; die eingezeichneten Linien geben die Hauptrichtungen der Gefässbündel an.

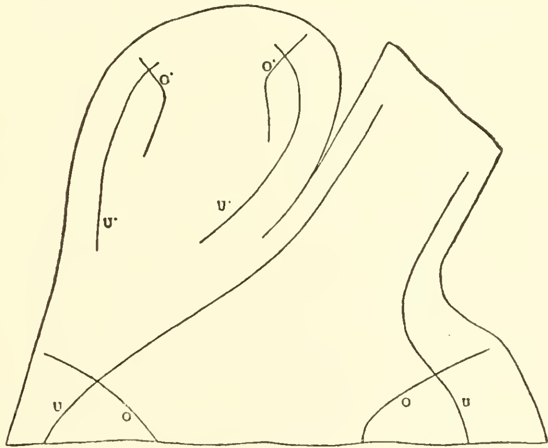


Fig. 17. Schematische Darstellung des Gefässbündelverlaufs in Fig. 14. *O* obere, *U* untere Enden der Gefässbündel des Hauptstammes, *O'* und *U'* der Seitenachse.

Es ist nun klar, dass, soweit wir ein jedes dieser beiden Systeme verfolgen können, wir zugleich die Ausdehnung der Gewebe von Haupt- oder Neben-

---

1) Warburg sagt zwar (Pandanaceae, S. 7), dass das Palmenschema hier nicht zutrifft; aus späteren Ausführungen geht aber hervor (l. c. S. 8), dass hier nach seiner Meinung das Palmenschema nicht in der schematischen Ausbildung vorhanden ist; den Hauptzügen nach hat es aber unbedingt Geltung. Und wirklich ist der Verlauf der Gefässbündel demjenigen eines Palmenstammes völlig analog.

achse bestimmt haben. Eine scharfe Grenze wird das selbstverständlich nicht geben; einiges werden wir aber doch auf diese Weise näher feststellen können. In Fig. 14 muss die Grenze zwischen *a* und *b* mit einem Bogen nach unten gezogen werden. In noch stärkerem Grade ist dasselbe in Fig. 16 der Fall; hier muss beiderseits der Bogen zwischen *a* und *b* ziemlich tief sein. Zugleich bekommen wir auf diese Weise eine Stütze für die Annahme, dass der Punkt *a* am Unterrande des gestreckten Internodiums liegen muss. Wenigstens geht aus der Gefässbündelanordnung hervor, dass das gestreckte Internodium zum grössten Teil zur Seitenachse gehört.

Betrachten wir die so gezogene Grenzlinie, die wir nun dreimal in den Figuren beobachten können, etwas näher, so können wir beobachten, dass unterhalb dieser Linie, also in dem Gewebe des Hauptstammes, sich Gefässbündel finden von einem mehr als an anderen Stellen geschlängelten Verlauf. In den Präparaten fallen diese Gefässbündel noch dadurch besonders auf, dass sie entschieden etwas dünner sind als die anderen Gefässbündel des Hauptstammes, zwischen denen sie sich zum Teil schlängeln. Diese Gefässbündel sind höchst wahrscheinlich diejenigen Bündel, die in dem Hauptstamm erst etwas später, im Zusammenhang mit dem Auswachsen der Seitenknospe, entstanden sind.

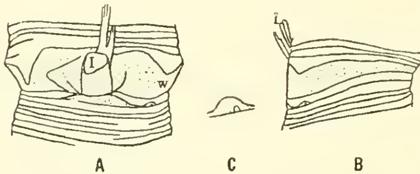


Fig. 18. *P. tectorius* Sol. Männlicher Ast von Batoe Oelar. Sympodium, von dem die Blätter schon abgefallen sind. Mit Epidermis bekleidete Teile sind punktiert, Blattnarben weiss gehalten. *A* Sympodium von derjenigen Seite an der der Infloreszenzstiel *I* hervortritt. *W* Wulst. *B* Dasselbe um 90° gedreht. *C* der beblätterte Teil der nichtausgetriebenen Knospe (K_1 der Figuren 10—14), etwas grösser dargestellt.

Nach den bisherigen Ausführungen wird es leicht sein, das in Fig. 18 abgebildete Endresultat der Entwicklung zu verstehen. Die eigentümlichen Wachstumsverhältnisse, die wir in Fig. 9 *a-d* kennen gelernt haben, sind nun zum Abschluss gelangt. Die Nebenachse hat sich von drei Seiten her halbkuppelförmig über den zur Seite gedrängten Stiel ausgebreitet. Daher ist in Fig. 18 *B* von dem Stiel fast gar nichts mehr zu sehen. Die erste Blattinsertion oberhalb des

gestreckten Internodiums rührt natürlich von dem zweikieligen Vorblatt her. In Fig. 18 *B* ist an der rechten Seite eine Insertion eines solchen Kieles zu beobachten; in Fig. 18 *A* finden wir je eine an beiden Seiten des Stieles. Nur ist die an der rechten Seite zu gross dargestellt; an diesem hervorragendem Punkt des Stammes war die Epidermis schon teilweise abgenutzt, ebenso wie etwas höher einige Blattinsertionen ganz abgenutzt waren. Die Wülste, die in Fig. 11 schon im Begriff waren, sich aufzurichten, sind hier ganz vertikal geworden; sie erstrecken sich von den breitesten Enden der Kielinsertionen nach unten, etwas schräg nach innen, nach dem Stiel zu.

An diesen beiden Figuren finden wie auch wieder bestätigt, dass das eine gestreckte Internodium am stärksten wächst an der nach dem Stiel gekehrten Seite, am wenigsten an der diametral gegenüberliegenden.

Zugleich ist zu sehen, dass dieses Internodium nicht allein in die Länge gewachsen ist, sondern auch in die Dicke und zwar derartig, dass von der Stielseite betrachtet, der Stamm dort an beiden Seiten ausgeschweift ist; in Fig. 18 *B* ist es auch an der von dem Stiel abgewendeten Seite zu beobachten.

Wir haben somit den ganzen Prozess klargelegt. Anfangs hatten wir, in der schematischen Figur 8 drei verschiedene Teile der Knospenanlage unterschieden, den zentralen Teil, die Kielinsertionen und das eine sich streckende Internodium, zu dem die Wülste gehören. Die drei Umrisslinien dieser verschiedenen Teile sind in Fig. 18 alle drei wiederzufinden. Die äussere Linie ist in Fig. 18 der untere Rand des punktierten Internodiums. Diese Linie hat am meisten ihre ursprüngliche Lage beibehalten; an der Stielseite biegt diese Linie sich um den Stiel herum ziemlich tief ins Innere hinein. Die zweite Linie, der Umriss des Vorblattes, ist die obere Grenze des punktierten Internodiums. Die Linie ist mit dem fortschreitenden Wachstum über die erstere gehoben und hat sich nach allen Seiten, zumal nach der Stielseite, so stark ausgebreitet, dass sie noch etwas grösser geworden ist als die Peripherie der oberen Teile des Hauptstammes, und zudem ist diese Linie wieder

fast ganz rund geworden. Die dritte Linie ist die nächst höhere Linie in den Figuren 18; die Gestalt dieser Linie ist derjenigen der zweiten Linie völlig ähnlich geworden.

Die Wülste finden sich, wie ich schon bemerkte, unterhalb der breitesten Stellen der Kielinsertionen (Fig. 18 *A*, *w*). Nach dem Vorhergesagten ergibt sich diese Lage von selbst als die natürliche, wenn man Fig. 18 mit Fig. 9*d* vergleicht.

Bisher habe ich von einem Teil des Sympodiums noch nicht gesprochen, nämlich von der nicht ausgetriebenen Knospe K_1. Diese ist abgebildet in den Figuren 10, 11, 12, 13, 14, 18 *A*, 18 *B* und 18 *C*, also in mehreren Ansichten. Diese Knospe ist, obwohl nicht entwickelt, jedoch von den geänderten Verhältnissen im Vegetationskegel sehr merkbar beeinflusst. Das können wir am besten erfahren, wenn wir diese Knospe K_1 vergleichen mit den andern zurückgebliebenen Knospen, die sich in den Achseln der normalen Stammesblätter finden. Eine solche Knospe ist in Fig. 19 zu sehen. Auf einem durch eine punktierte Linie

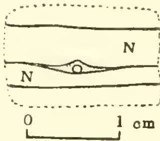


Fig. 19. *P. tectorius* Sol. Stück einer nackten Stammesoberfläche, welches Teile von vier Blattnarben *N* enthält; in der Achsel des zweituntersten Blattes findet sich eine Knospe, bestehend aus dem Vorblatt und dem zentralen Teil.

willkürlich umgrenzten Stück der Stammesoberfläche, das Teile von vier Blattinsertionen umfasst, sieht man eine derartige Knospe abgebildet. Die Knospe besteht aus einer sehr dünnen, mit Epidermis (punktiert) bekleideten Schuppe, die der Oberfläche des Stammes nicht angewachsen ist, sondern nur an der Unterseite durch eine schmale Gewebezone befestigt ist. An der breitesten Stelle, in der Mitte, ist eine runde Stelle, wo günstigenfalls einige kleine Blattrudimente aus der runder Öffnung hervorragen, die aber immer erkennbar ist an dem Fehlen der gleichmässigen Epidermisdecke. Nach dem schon vorhin Gesagten von der gelungenen Knospe von *P. tectorius* (vergl. z. B. Figur 4) ist es deutlich, dass die Schuppe das adossierte Vorblatt darstellt und die runde Stelle in der Mitte den Rest der Knospe, die inneren Blätter, welche dort aus dem Vorblatt

hervorragen. Der Teil des Vorblattes, der an beiden Seiten dieser inneren Blätter liegt, ist offenbar den beiden Kielen homolog. Dieser Teil wird nach beiden Seiten allmählich schmaler und verliert sich schliesslich in dem vorhingenannten Streifen Epidermis zwischen den beiden Blattinsertionen. Der Bau dieser Knospe stimmt also prinzipiell ganz mit demjenigen der austreibenden Knospe überein. Die Unterschiede sind nur 1. die geringfügige longitudinale Dimension ihrer Insertionsstelle, 2. die geringe Grösse ihres Vegetationskegels, 3. die geringe seitliche Ausdehnung der beiden Kiele; statt mehr als die Hälfte des Umkreises umfasst die Knospe nur einen ganz kleinen Bruchteil desselben; 4. die Abwesenheit des sich streckenden Internodiums und der Wülste.

In dieser Knospe K_1 haben wir nun eine eigentümliche Zwischenbildung, insofern einer der beiden Wülste hier in übermässig starker Ausbildung vorhanden ist.

Wir bemerken zuallererst an dieser Knospe einen normal entwickelten Teil, der aus einem schuppenförmigem Vorblatt und inneren Blättern besteht. Dieser Teil ist abgebildet in Fig. 18 *C*, und ist weiter zu beobachten in Fig. 12, 13, 18 *A* und 18 *B*. Dieser Teil ist nur insoweit abweichend von den sonstigen „schlafenden" Knospen (hier ein wenig passender Ausdruck, weil die Knospe nicht mehr austreiben kann) dass dieser Teil grösser und auch asymmetrisch ist; die linke Hälfte in Figur 18 *C* ist stärker entwickelt. An diese stärkere Hälfte schliesst sich nun dieser eine stark entwickelte Wulst an. In Fig. 18 *A* is das sehr gut zu beobachten; es ist der punktierte Teil vor dem Infloreszenzstiel. Dieser Wulst ist ganz glatt, dick und oben abgerundet. Weiter ist dieser Teil zu beobachten in den Figuren 10, 11, 12 und 13. Schliesslich ist dieser Teil der Knospe in Fig. 14 auf dem Querschnitt dargestellt. Dass es dieser Teil sein muss, erhellt schon aus Fig. 18 *A*, wo man sieht, wie ein durch den Infloreszenzstiel geführter medianer Längsschnitt durch das Sympodium diesen Wulst in seinem dicksten Teil quer durchschneiden muss. Dieser Querschnitt erregte schon sofort meine Aufmerksamkeit; denn dass es eine Knospe sein

musste, war aus allem zu bemerken, und dennoch fand sich an der Oberfläche nicht die leiseste Andeutung von Blättern. Das morphologische Novum, eine Knospe ohne Blätter, ist aber nun hinreichend aufgeklärt. Dass sämtliche Gefässbündel in dieser Knospe in Fig. 14 quer durchschnitten waren, wie ich auch in der Zeichnung angedeutet habe, ist nun auch ganz natürlich; in einem so gedehnten Organ ist es sehr gewöhnlich, dass die Gefässbündel in der Längsrichtung des Organs orientiert sind. Zur weiteren Bestätigung dieser Befunde habe ich von der in Fig. 10 und 12 abgebildeten Knospe K_1 eine Anzahl Schnitte angefertigt, sämtlich in derselben Schnittrichtung wie den Schnitt in Fig. 14, d. h. also mediane Längschnitte in Bezug auf das Sympodium. Von den so erhaltenen Bildern folgen hier drei, in gleicher Vergrösserung, Fig. 20, 21 und 22. In Fig. 20 findet man einen Schnitt durch denjenigen Teil, wo die inneren Blätter zu sehen sind. Der mit V angedeutete Teil ist natürlich das Vorblatt, links davon findet man Teile weiterer Blätter. Auch hier ist wieder zu sehen, wie die Knospe nur an einer schmalen (etwa 0.35 mm breiten) Zone an der Basis inseriert ist, wie ich das oben für die normalen zurückgebliebenen Knospen dargetan habe. Es gab noch weitere Schnitte, welche Bilder zeigten mit mehr Blättern als dem einen Vorblatt, alle diese Bilder stammten aber von einer kleinen Strecke, welche etwas links von der Mitte des Vorblattes lag. An allen andern Stellen zeigten die Schnitte nur ein einziges Blatt. Fig. 21 ist ein Schnitt gerade durch die Mitte dieses Vorblattes geführt; hier ist schon wieder nur ein Blatt. Diese Befunde entsprechen ganz dem Bild der Fig. 18 C, wo auch der zentrale Teil an der linken Seite des Vorblattes lag. Die Schnitte, welche durch die andern Teile geführt wurden, waren alle der Fig. 21

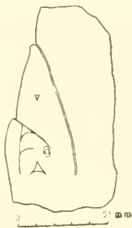


Fig. 20. *P. tectorius* Sol. Längsschnitt durch die Knospe K_1, senkrecht auf die Oberfläche des Stammes, etwa 1 oder 2 mm rechts von der Mitte des Vorblattes. V Vorblatt, rechts davon der Stamm, G ein Gefässbündel.

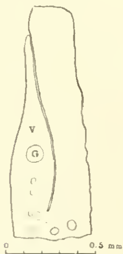


Fig. 21. Längsschnitt wie 20, jedoch durch die Mitte des Vorblattes.

mehr oder weniger ähnlich. Nur waren die meisten bedeutend kleiner und zeigten nur wenige oder gar keine Gefässbündel,

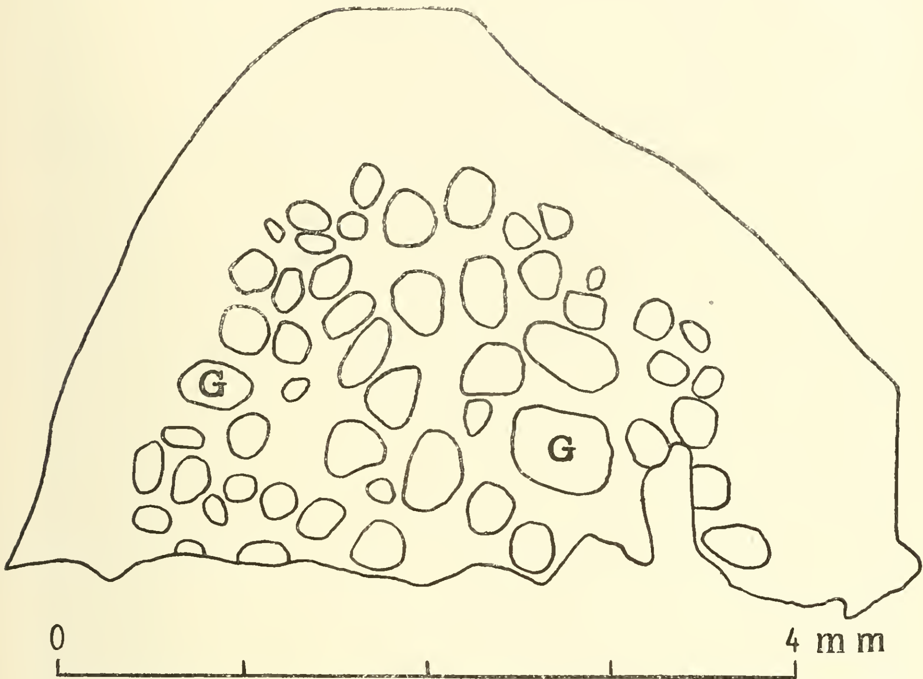


Fig. 22. Längsschnitt wie 20, jedoch 9 mm links von der Mitte des Vorblattes, also durch den linken Wulst.

wie auch in Fig. 20 und 21 die Gefässbündel spärlich waren. Fig. 22 stellt dagegen einen Schnitt dar, der 9 mm weiter nach links (in Figur 18 *C*) von dem Schnitt 21 angefertigt worden war, also den Wulst an seiner dicksten Stelle traf, wie der Schnitt in Fig. 14. Das Bild ist ganz wie dort, nur etwas grösser ausgeführt; die natürlichen Dimensionen sind aber auch von gleicher Ordnung, wie die zugefügten Massstäbe zeigen.

Ich habe hiermit die wesentlichsten Punkte dieser Entwicklung, wie ich meine, auseinandergesetzt. Eines habe ich aber nicht erfahren können: welche Grösse die Seitenknospe unmittelbar nach ihrer Anlage hat.

Wenn man bedenkt, dass die sich entwickelnde Knospe den halben Stengelumkreis umfasst, und die sonstigen Knospen nur einen kleinen Bruchteil desselben, so ist es klar, dass der fördernde Einfluss, den die Entwicklung eines Blütenstandes auf

die Seitenknospe hat, schon während der Anlage des letzteren wirkt. Jedenfalls aber wird die Knospe bei der Bildung bedeutend kleiner gewesen sein als das jüngste beobachtete Stadium in Fig. 2, zumal in longitudinaler Richtung in Bezug auf die Hauptachse.

Wenn ich nun kurz zu resumieren versuche, was ich von der Verästelung von *Pandanus tectorius* gesagt habe, so werde ich das folgendermassen tun.

Durch die Blütenbildung werden eine oder mehrere der Achselknospen schon bei ihrer Anlage so beeinflusst, dass sie sich in seitlicher Richtung auf die Stammesoberfläche weiter ausdehnen. Besonders die beiden Kiele des adossierten Vorblattes nehmen an dieser Ausdehnung teil. Wenn nur eine Seitenachse auftreten wird, ist die beeinflusste Knospe gewöhnlich diejenige, welche zwei Internodien niedriger am Hauptstamm liegt als das erste sich streckende Internodium des Blütenstieles; wenn mehrere Seitenachsen auftreten, kommen noch die nächstunteren dazu. Die Seitenknospen wachsen eine Zeit lang nicht in die Länge, sondern nehmen mit dem fortschreitenden Wachstum der älteren Internodien des Hauptstammes an Umfang zu. Besonders in longitudinaler Richtung in Bezug auf die Hauptachse vergrössern die Seitenknospen ihre Dimensionen; dieses kann auch dadurch leicht stattfinden dass im Inneren der Hauptknospe keine neuen Blätter mehr gebildet werden.

Die weiteren Wachstumsverhältnisse sind verschieden, je nachdem mehrere Seitenachsen auftreten oder nur eine einzige. In allen Fällen aber findet eine besondere Entwicklung statt in dem Internodium, das sich zwischen dem Tragblatt auf der Hauptachse und dem Vorblatt auf der Seitenachse befindet. Dieses Internodium streckt sich ganz ausserordentlich, während zwei seitliche Wülste in denjenigen Teilen des Internodiums auftreten, welche nicht von den Kielen des Vorblattes eingenommen waren. Wenn zwei Seitenachsen auftreten, erfahren diese beiden ausserdem eine Verschiebung ihrer zentralen Teile durch ungleiches Wachstum, durch welche sie einander diametral opponiert werden; dabei wird der Infloreszenzstiel etwas zur Seite gedrängt.

Wo nur eine Seitenachse sich entwickelt, treten ganz bedeutende Verschiebungen durch ungleichseitiges Wachstum auf. Die Seitenachse, welche mit den seitlichen Wülsten drei Viertel der Stammesperipherie umfasst, übergipfelt den Infloreszenzstiel ganz; letzterer wird ganz zur Seite gedrängt, so dass der Rest des Stieles später aus einer Einsenkung des Sympodiums seitlich hervorzukommen scheint. Dass der Stiel auf die Seite gedrängt wird, findet teilweise seine Erklärung darin, dass die letzten Internodien des Hauptstammes an der der Seitenachse gegenüberliegenden Seite stärker wachsen als an der Knospenseite; zum grössten Teil wird aber der Stiel wahrscheinlich von der Seitenachse selber zur Seite gedrängt.

Der Übergipfelungsprozess findet nicht so statt, dass viele Internodien gebildet werden, deren jedes folgende etwas weiter über den Stiel sich ausbreitet als das vorige, sondern der ganze Vorgang spielt sich fast ausschliesslich an einem einzigen Internodium ab (siehe Fig. 14). Dabei ist auch dieses Internodium an seiner Stielseite soviel stärker gewachsen als an der gegenüberliegenden Seite, dass das folgende Internodium wieder ganz transversal zum sympodialen Ast orientiert ist. Eine zweite Knospe, diejenige des nächstunteren Blattes, entwickelt dabei einen ihrer Wülste in auffallender Weise.

Bisher habe ich mich mit der rein mechanischen Seite dieses Vorganges nicht bemüht. Man kann sich auch durch eine an konserviertem Material ausgeführte Untersuchung nur schwer eine Idee machen von den Druck- und Zugwirkungen, die zweifelsohne hier eine Rolle spielen. Die Funktion der Kiele des Vorblattes und der Wülste und die Funktion des eigentümlich entwickelten einen Wulstes der nächstunteren Knospe kann ich somit nicht angeben. Es lässt sich aber vermuten, dass die Funktion dieser Gebilde folgende sein kann.

Die Kiele der austreibenden Knospe verursachen erstens vielleicht eine Befestigung der Seitenknospe an dem Infloreszenzstiel. Denn immer sind die Kiele in ihrem unteren Teil ganz eng an den Stiel angeschmiegt (siehe Fig. 4-7, 10-13). Zweitens ermöglichen sie wahrscheinlich eine lebhafte Entwicklung und

ein starkes Wachstum in dem einzigen stark auswachsenden Internodium, auf dem sie inseriert sind; der grösste Teil dieses Internodiums trägt anfangs nur die Insertion der Kiele, die weiteren Teile der Seitenknospe nehmen anfangs weniger Platz ein. Wenn diese Kiele sich nicht soweit ausdehnten, könnte an diesen Stellen vielleicht ein so intensives Wachstum nicht stattfinden. Das stark auswachsende Internodium bewirkt erstens die transversale Stellung der weiterer Internodien durch seine ungleiche Länge an den verschiedenen Seiten. Zweitens ist es wahrscheinlich beteiligt bei der Zurseitedrängung des Infloreszenzstieles. Es lässt sich sehr gut denken — man betrachte z. B. Fig. 14 — dass der Stiel durch die junge Knospe zur Seite gedrängt wird. Diese Knospe hat durch die Wülste eine feste Verbindung mit denjenigen Teilen des Hauptstammes, die an beiden Seiten des Stieles, in Fig. 14 also vor und hinter der Zeichnung, liegen. Vielleicht wirkt dabei der eine entwickelte Wulst der Knospe K_1 als fester Punkt an der Basis. Dieser Wulst kann aber auch lediglich die Funktion haben, das Loch um den Stiel herum etwas mehr zu verschliessen.

Aber wie gesagt, dies sind alles nur hypothetische Ausführungen.

II. PANDANUS SP. TJIBODAS.

Von dieser Art liegen mir drei Verästelungsstücke vor; eins, bei dem nur ein Seitenast entwickelt ist, und zwei, bei denen zwei Äste entwickelt sind. Sämtliche Vorgänge zeigen eine grosse Analogie mit denjenigen bei *P. tectorius*; ich kann mich deshalb kürzer fassen. Allei drei Stücke waren schon nackte Zweige, also Endstadien des Entwicklungsprozesses. Fangen wir mit der Betrachtung des einen Sympodiums an, wo nur ein Ast entwickelt war. Dieses Sympodium ist in Fig. 23 und 24 von zwei Seiten her abgebildet. Alles was mit Epidermis bekleidet ist, ist wieder punktiert dargestellt. Fig. 23 gibt eine Ansicht von der Stielseite, und Fig. 24 denselben Ast, um 90° gedreht, von der rechten Seite der in Fig. 23 gezeichneten Ansicht betrachtet. Aus beiden Figuren ist ersichtlich, dass die Inter-

nodien im Gegensatz zu dem Verhalten bei *P. tectorius* sich alle bedeutend strecken und eine grosse, freie Oberfläche zeigen.

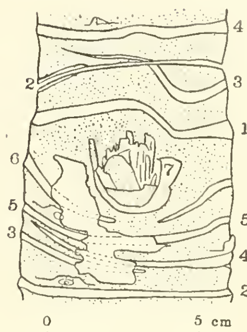


Fig. 23. *P.* sp. Tjibodas. Sympodium. Blattnarben sind weiss, Epidermis punktiert dargestellt. Die Blattnarben sind der Reihe nach beziffert; die Blätter des Tragastes mit 2-7, die des Seitenastes mit 1-4. Der Stamm war mit der Säge in zwei Stücke zerlegt, die Trennungslinie findet sich im Seitenast. An einer Stelle ist die Epidermis schon abgelöst, diese Stelle ist weiss gehalten.

Der Rest des Stieles, der in Fig. 23 zu sehen ist, war wieder ganz eingesenkt in eine Höhle, so dass in Fig. 24 der Stiel gar nicht zu sehen ist. Die Blätter des alten Stammes sind in beiden Figuren gleich bezeichnet, von einem willkürlichen Blatte ausgehend. Die Blätter des Seitentriebes sind ebenfalls der Reihe nach beziffert, das Vorblatt hat die Zahl eins [1]). Die ganze Konfiguration ist derjenigen in Fig. 18 *A* und *B* ähnlich, so dass auch der Verästelungsprozess ähnlich sein muss. Die Unterschiede sind folgende.

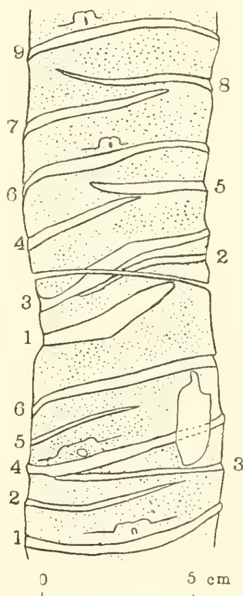


Fig. 24. Derselbe Ast wie in Fig. 23, um 90° gedreht. Ziffern wie in Fig. 23.

Erstens sind die Kiele offenbar weniger entwickelt als bei *P. tectorius.* Denn die Insertionen sind kaum merkbar als breitere Stellen der Blattnarbe; in Fig. 23 finden die Kielinsertionen sich gerade an beiden Rändern der Zeichnung und sind somit wenig deutlich; in Fig. 24 ist die eine Kielinsertion deutlich zu sehen.

Zweitens ist das eine Internodium, das zwischen den Blättern

---

1) Im Gegensatz zu dem Verhalten bei *P. tectorius* ist hier der Seitenast, der in Fig. 23 und 24 dargestellt ist, mit dem Tragast homodrom. Dasselbe finden wir in Fig. 25 bei den beiden Seitenästen, es war auch der Fall in dem andern gegabelten Stammstück; hier sind also fünf Seitenäste beobachtet worden, die sämtlich

T und *V* liegt, hier nicht so besonders entwickelt, weil alle Internodien sich hier strecken. Die Wülste sind in gleicher Ausbildung vorhanden als bei *P. tectorius*: in der Figur sind sie nicht zu sehen, weil nur Umrisse gezeichnet sind und die Schattierung nicht angegeben ist. Sonst würden sie in Fig. 23 an beiden Seiten des Stieles zu sehen sein.

Ein dritter Unterschied ist, dass die Knospe des Blattes unterhalb *T*, das mit 5 bezeichnet ist, unter dem Einfluss der Blütenbildung sich nicht geändert hat; in Fig. 23 ist diese Knospe zu sehen; zwar ist nur die linke Hälfte intakt übrig; die rechte war abgenutzt; wenn aber diese rechte Hälfte stark entwickelt gewesen wäre, so hätte man das dennoch sehen müssen.

Ganz wie bei *P. tectorius* sind die letzten normalen Internodien der Hauptachse an der Knospenseite stärker ausgewachsen, so dass der Infloreszenzstiel schon dadurch etwas schief zu stehen kam. Dagegen ist das eine Internodium zwischen *T* und *V* an der Stielseite nicht so stark gewachsen, dass die Insertion des Vorblattes schon wieder transversal zu stehen kam; eine ganz transversale Stellung der Blattnarben wird hier im Gegenteil erst bedeutend später, etwa bei dem neunten Blatt (9 in Fig. 24) erreicht.

Fig. 25 gibt einen Fall wieder, wo zwei Äste nach der Blütenbildung entwickelt sind. Der Blütenstiel ist hier sogar nicht einmal mehr zu sehen, auch nicht bei Betrachtung des natürlichen Objektes; nur durch das Zerschneiden des Stückes findet man zwischen den beiden Ästen eingeklemmt noch den Stielrest. Die Bezeichnung der Blattnarben ist wieder ganz wie in den vorigen Figuren. Die Narbe 9 auf dem Tragast ist diejenige des Tragblattes des einen Astes, 10 die des Tragblattes des zweiten Astes. Nach allem Vorhergehenden bietet dieses

---

mit dem Tragast homodrom waren. Die Divergenz der Seitenäste war in allen fünf Fällen wie bei *P. tectorius* sofort die normale; in den Figuren 23-25 ist das bei dreien deutlich zu beobachten.

Von SCHUMANN wird angegeben dass bei *P. humilis* und andern Arten jede Seitenknospe erst einige Blätter (etwa vier) produziert mit der Divergenz $^1/_2$. Die Blattstellung von *Pandanus* erweist sich für die ersten Blätter der Knospen also sehr verschieden bei verschiedenen Arten.

Bild nicht viel Bemerkenswertes; nur dass die Wülste hier fast gar nicht entwickelt sind. Die Lage der Kiele ist nicht angedeutet, weil die Oberfläche des Stückes schon zu sehr korrodiert war, um diese genau anzugeben.

Schliesslich möchte ich hier noch einiges von den nicht ausgetriebenen Knospen sagen. Von diesen sind in den drei letzten Figuren etliche gezeichnet. Ihre Lage ist immer ziemlich hoch über der Blattnarbe. Sie bestehen, wie bei *P. tectorius*, aus einer dünnen Schuppe, die das Vorblatt darstellt, und einigen weiteren Blättern. Von dem Vorblatt gehen an beiden Seiten sehr deutliche Wülste hervor, die eine sehr verschiedene Länge besitzen. Um den Bau dieser Knospen gut zu beobachten, habe ich einige Knospen herauspräpariert von einem Stammstuck, an dem die Blätter noch vorhanden waren; die Knospen auf freier Stammoberfläche waren sämtlich zu sehr korrodiert. Es stellte sich heraus, dass diese Knospen ziemlich unregelmässig in ihrer Form sind. Die sechs beobachteten Knospen habe ich alle in Fig. 26 abgebildet. Einige Knospen zeigten deutliche Eindrücke von den Rippen der aufliegenden Blattbasis, welche Rippen von den darin befindlichen Gefässbündeln herrühren. Dieser Eindrücke waren auf einer Knospe etwa vier. Nach dem Abfallen der Blätter verschwinden diese Eindrücke ganz. In Fig. 26 sind die Wülste nicht mitgezeichnet;

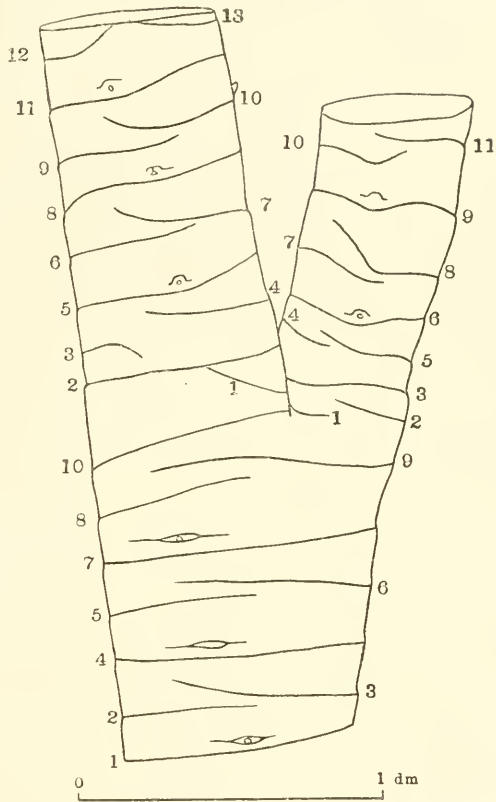


Fig. 25. *P.* sp. Tjibodas. Gegabelter Ast. Die Blattnarben sind als Linien eingetragen, und der Reihe nach beziffert, die der Tragachse 1 bis 10, der unteren (rechten) Seitenachse 1-11, der oberen (linken) Seitenachse 1-13.

in diesem Teil breiteten sich diese öfters zwei, bisweilen bis zu drei cm nach beiden Seiten aus. Von der dritten Knospe habe ich einige Querschnitte gemacht. Fig. 27 zeigt einen Querschnitt des Vorblattes, nur wenig oberhalb der Spitze des zweiten Blattes angefertigt. Die beiden in Fig. 26, 3 anwesenden schrägen Linien stellten sich als zwei Falten in der Oberfläche heraus. Aus diesem Bild geht deutlich hervor, dass es ein Querschnitt durch ein einziges Blatt ist und dass sich keine weiteren Blätter mehr darin befinden; diese finden sich erst in niedriger geführten Schnitten. Von WARBURG wird eine Achselknospe von *Pandanus furcatus* Roxb. abgebildet [1]), bei der das Vorblatt aus zwei geschiedenen Teilen besteht. Wahrscheinlich hat WARBURG eine alte Knospe, die nicht mehr intakt war, abgebildet.

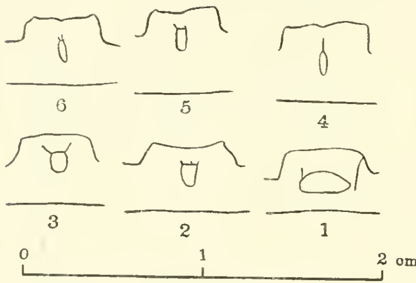


Fig. 26. *P.* sp. Tjibodas. Sechs Knospen von dem Stamm der Reihe nach beziffert. Der untere horizontale Strich deutet bei allen den Oberrand der Blattnarbe an. Die Wülste sind nicht gezeichnet, nur die Vorblätter mit den zentralen Teilen.

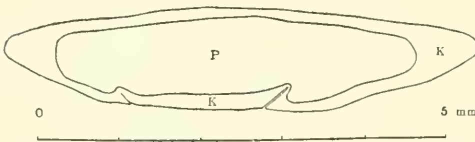


Fig. 27. *P.* sp. Tjibodas. Querschnitt durch das Vorblatt einer Achselknospe. *K* Korkschicht, *P* Parenchym.

Eigentümlich ist, dass das Vorblatt, so wie das zweite Blatt, ringsum von einer deutlichen, richtig verkorkten Etage-Korkbildung umgeben ist. Es ist also ganz das Analogon der mit einer Korkschicht bedeckten Knospenschuppen der Dikotyledonen.

In jeder Hinsicht ist also die Verästelung dieser *P.* sp. derjenigen von *P. tectorius* ganz ähnlich, nur werden einige kleinere Verschiedenheiten bedingt durch den Umstand, dass die Internodien des Stammes sich alle strecken.

---

1) l. c. Fig. 3, IV.

III. ZUSAMMENFASSUNG.

Im vorhergehenden ist die Astbildung nach vorhergegangener Blütenbildung bei zwei Arten *Pandanus* studiert worden.

Die grossen Dimensionen der Seitenknospen werden folgendermassen erreicht.

Die tangentiale Ausdehnung durch die Sichelgestalt der bis drei Viertel des Stengels umfassenden Knospe. Diese Sichelgestalt kommt zu stande durch eine sehr starke Ausbildung der beiden Kiele des Vorblattes und durch die Bildung von zwei seitlichen Wülsten.

Die longitudinale Ausdehnung in Bezug auf die Hauptachse erhält die Knospe durch ihre frühzeitige Entwicklung, wobei die Knospe anfangs sich nicht streckt, sondern gerade in dieser longitudinalen Richtung der Hauptachse wächst.

Wenn nur ein Seitenast auftritt, überwölbt dieser den zur Seite gedrängten Infloreszenzstiel halbkuppelförmig und stellt sich auf diese Weise in die Verlängerung der Hauptachse.

Wageningen, April 1905.

NOTIZ ÜBER DIE VERÄSTELUNG DER BAUMFARNE.

Von

J. C. SCHOUTE.

(Mit Tafel II).

Bekanntlich kommt es als seltene Ausnahme bisweilen vor, dass Baumfarne statt des normalen unverzweigten Stammes einen gabelig verzweigten Stamm bilden. Auf der Tafel ist in Fig. 1 das Gabelungsstück eines solchen Exemplares abgebildet, das von einem Baum aus dem Berggarten in Tjibodas herrührt.

Diese Verästelung zeigt eine unverkennbare Analogie mit derjenigen, welche wir bei den monokotylen Bäumen finden und wie ich sie für *Pandanus* bereits beschrieben habe [1]). Diese Analogie tritt schon hervor in der äusseren Form des Verästelungsstückes, welche genau übereinstimmt mit der in Fig. 25 der zitierten Abhändlung für *Pandanus* abgebildeten Form. Die Übereinstimmung wird noch verstärkt, wenn man bedenkt, dass wir in beiden Fällen Bäume ohne sekundäre Holzbildung haben, welche Äste von genügendem Durchmesser nur bilden können, wenn sie Knospen von grossen Dimensionen besitzen. Es stellt sich nun heraus, dass hier gerade wie bei *Pandanus* diese grossen Knospen nur dann entstehen können, wenn eine Knospe sofort in den ersten Jugendstadien auszuwachsen anfängt, da in späteren Stadien die Knospen nicht mehr im stande sind auszutreiben.

1) Die Verästelung von Pandanus. Siehe oben S. 53.

Den Entwicklungsgang dieser Verästelung werde ich heute nicht besprechen; sondern ich werde nur einige Beobachtungen anführen, welche die Annahme, dass Knospen an erwachsenen Stammteilen nicht mehr zur Astbildung gelangen können, in direkter Weise bestätigen.

Ich habe nämlich an zwei verschiedenen Arten von Baumfarnen den Fall beobachten können, dass die Seitenknospen genötigt wurden, mit dem Austreiben anzufangen, dass es ihnen aber, wie sich herausstellte, nicht gelingen wollte.

Die beiden Arten waren *Hemitelia Junghuniana* Mett.[1]) und *H. latebrosa* Mett.[2]), beide wachsend in 's Lands Plantentuin[3]). Von der erstgenannten Art fanden sich zwei Gruppen von je einigen Stämmen im Garten. An jedem Stamme waren nun wenigstens ein oder zwei Seitenknospen zu beobachten, die immer am Stamme an der linken oder rechten Seite einer Blattinsertion inseriert waren. Die Knospen waren mit ganz kleinen kümmerlichen Blättern vorsehen, welche nicht mehr als höchstens 10 cm (nach nachheriger Schätzung) lang waren, während die normalen Blätter bei dieser Art eine Länge von einigen m erreichen. Die Seitenäste selbst waren kaum einen cm dick und einige cm lang; die Stämme zeigten dagegen bis 10 cm Durchmesser.

Eine grossere Anzahl solcher Knospen fand sich bei *H. latebrosa*. Von dieser Art finden sich in der Nähe des Baumfarnenquartiers zahlreiche Gruppen in einer Art Beet zusammen. Die Stämme von *H. latebrosa* sind verhältnismässig sehr dünn, nur etwa 3 cm dick. Hier fanden sich die Knospen (Fig. 1) in gleicher Weise inseriert, aber etwas höher am Blattgrunde, einige cm über dem Unterende der Blattinsertion. An den vielen Stämmen waren hier gewiss hundert solcher Seitenknospen vorhanden. Dennoch hätte keine einzige einen mehr als einige cm langen Ast zu bilden

1) Es war leicht, die Identität dieser Art mit Exemplaren, die ich auf dem Gedeh gesammelt hatte und die von Herrn Dr. W. Burck determiniert worden waren, festzustellen.

2) Diese Art wurde ebenfalls von Herrn Burck in liebenswürdigster Weise bestimmt.

3) *H. Junghuniana* in den Abteilungen II K und II N, *H. latebrosa* in der Abteilung II K.

vermocht, sondern sie waren alle gleich verkrüppelt und kümmerlich geblieben. Von dieser Art habe ich ein Stammstück konserviert und mitgenommen; von diesem Stamm gebe ich folgende Angaben. Das Stammstück war — einschliesslich Endknospe — 75 cm lang, der Diameter gleichmässig 3 cm. Auf den etwa 35 sichtbaren Blattinsertionen waren neun, an denen eine Seitenknospe entwickelt war. Von diesen standen acht an der rechten und einer an der linken Seite der Blattinsertion. Es waren meist in horizontaler Richtung gewachsene, etwa kugelrunde kurze Ästchen. Ihre Länge variierte von 6 bis 13 mm; ihre Dicke von 3 bis 12 mm. Die Insertion war durchschnittlich etwa 5 mm breit.

War also der kümmerliche Charakter schon bei den Ästchen deutlich zu bemerken, noch stärker war dies bei den Blättern der Fall. Leider waren bei dem Transport die meisten Blätter verloren gegangen; nur noch zwei Blätter waren übrig geblieben. Das kleinste davon ist abgebildet in Fig. 2; das grösste war 8 cm lang. Davon kamen 3 cm auf den Blattstiel; die Spreite war $3^1/_2$ cm breit und zählte 7 und 8 Blättchen erster Ordnung; die Blättchen zweiter Ordnung waren ganz ungeteilt und die Mehrzahl sogar nicht einmal getrennt. Die normalen Blätter der Pflanze sind dagegen einige m lang und sind dreimal gefiedert.

In Figur 3 ist einer der Seitenknospen auf einem Schnitt abgebildet, der der Stammesoberfläche fast parallel geht, und also die seitlich am Blattgrund inserierte Knospe median getroffen hat. Die anatomischen Verhältnisse sind nicht berücksichtigt; nur die braunen und schwarzen Skeletteile sind durch Punktierung hervorgehoben. In der Figur ist zu sehen, wie die Knospe ihren Vegetationskegel bei dem Wachstum zwar etwas verbreitert hat, aber nur wenig.

Aus der ganzen Beschreibung geht also hervor, dass man hier einen misslungenen Versuch zur Astbildung vor sich hat. Die Ursache, die das Austreiben der Knospen unmöglich macht, ist die ungenügende Verbindung mit dem Hauptast, und zwar ist es wahrscheinlich nicht so sehr die mechanische Schwäche der

Verbindungsstelle, sondern die geringe Zahl der Leitungsbahnen, die die Knospe in erster Linie verkümmern lässt. Dafür spricht die ausserordentlich starke Hemmung der Blattentfaltung, während ich keine abgebrochenen Knospen beobachtet habe.

Wageningen, Mai 1905.

ERKLÄRUNG DER TAFEL II.

Fig. 1. Verästelungsstück eines eingegangen Baumfarnes aus dem Garten in Tjibodas. $^1/_5$ nat. Gr.

Fig. 2. Stammstück von *Hemitelia latebrosa*, mit zwei Blattfüssen. An der einen Blattinsertion ist eine Seitenknospe an der rechten Seite entwickelt. Die Seitenknospe trägt ein in der Entwicklung stark gehemmtes Blatt. Die Blattstiele am Hauptstamme sind unregelmässig abgelöst, daher ist der Blattfuss an der linken Seite in zwei Teile geteilt; der obere ist die unregelmässige Bruchfläche, der untere der unversehrte basale Teil. Der am Stamme herablaufende Teil des Blattfusses ist durch punktierte Linien begrenzt.

Fig. 3. *Hemitelia latebrosa*. Längsschnitt durch eine Seitenknospe und den Stammesteil, an dem diese inseriert ist. Mechanische Gewebe sind punktiert dargestellt.

FILICES BORNEENSES.

FOUGÈRES RECEUILLIES PAR LES EXPÉDITIONS DE MESSIEURS NIEUWENHUIS ET HALLIER DANS LA PARTIE ÉQUATORIALE DE BORNÉO.

PAR

Dr. H. CHRIST.

(Planche III).

Par la bonté de Mr. Treub, Directeur du Département d'Agriculture à Buizenzorg, et de Mr. Dr. Burck à Leiden, j'ai reçu en communication les importantes collections de fougères faites par les soins des deux explorateurs précités pendant leurs voyages dans l'Ile de Bornéo, avec autorisation de publier mes déterminations dans ces Annales. Comme j'ai déjà pu m'occuper de la flore ptéridologique de l'Archipel, de Celebes et des Philippines surtout, ce travail avait pour moi un intérêt très-particulier, et comme jusqu'alors c'était la partie septentrionale de l'Ile, Sarawak et le Kinabalu, qui a attiré principalement l'attention des botanistes, j'espère que le présent mémoire, qui traite de la flore des régions équatoriales et moyennes du pays, ne manquera pas d'intérêt quoique ce ne soit qu'un groupe restreint de végétaux qui y soit représenté. Il y a encore une restriction spéciale à mentionner: les Hymenophyllacées ne se trouvent pas consignées dans cette liste, Mr. le Dr. Burck ayant eu la bonté de se charger de ce travail qu'il publiera sans doute un peu plus tard dans ces Annales ou ailleurs.

Nous devons au Dr. Hose, évèque Anglais de Sarawak et

Singapore, un catalogue des trouvailles faites à Borneo jusqu'à environ 1895, fondé sur les publications antérieures et surtout sur les recherches faites par l'auteur lui même qui a enrichi la flore de l'Ile par les découvertes les plus remarquables, entre autres le Matonia sarmentosa. Notre présente énumération fournira un complément du travail du Dr. Hose surtout pour la partie Néerlandaise de l'Ile encore inexplorée alors. Je me fais un plaisir de remercier ici le Dr. Hose pour une importante collection provenant des environs de Sarawak qui m'a servi beaucoup dans la rédaction de ce mémoire.

Bâle, Mai 1905.

RÉGION EXPLOITÉE.

Les itinéraires parcourus par Mr. Nieuwenhuis, qui s'est servi, pour faire des collections botaniques, de deux employés Javanais du Jardin de Buitenzorg, Jaheri et Amdiah, sont indiqués sur la belle carte de l'Ile (à 1 : 2000000) qu'il a éditée à l'appui de son ouvrage contenant le récit de son voyage et les résultats de ses recherches.

Ses deux voyages, entrepris en 1896/7 et en 1898/1900 ont conduit l'explorateur à travers le milieu le plus large de l'Ile, de Pontianak (Ouest) à Samarinda (Est). Cette route a suivi à peu près la direction de l'Equateur dont elle ne s'est écartée que vers le Nord. Ces écarts consistent en deux pointes poussées jusqu'à la ligne de faîte des montagnes qui séparent l'Etat de Sarawak de la partie Néerlandaise de l'Ile.

Le champ d'exploration de Mr. H. Hallier ne s'éloigne pas beaucoup de celui de Mr. Nieuwenhuis. En Oct. 1893, il est remonté la rivière de Sambas, sur la côte occidentale de Bornéo, non loin de la frontière de l'Etat de Sarawak, et il y visita le Goenoeng Mioet. En Novembre et Décembre de la même année, il a exploré les Iles près de l'embouchure de la rivière de Kapoewas (Kapak etc.) qui atteint la même côte occidentale à peu près sous l'Équateur, où se trouve la ville principale de

Pontianak. Ces localités sont Soeka Lanting et Poeloe Lomboek Oetan.

Ensuite, il a remonté en 1894 la même rivière jusqu'à Sintang et Semitau (Smitow) où il a visité les Boekit (montagnes) Kelam et Kenepai, ainsi que les bords de la rivière Mandai près de Sintang. Ses stations les plus orientales de ce district étaient Nanga Raoen, Liang gagang, Amai Ambit, et Poetoes Sibau. (Voir Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië 9 Ser. III Vol. N. 1). Quelques espèces collectées par A. Molengraaf, Teuscher et Teysmann ont été ajoutées à notre catalogue. Les collections Nieuwenhuis et Hallier embrassent donc la partie moyenne de la grande Ile dans toute son étendue de l'ouest à l'est, à peu près dans la direction de l'Equateur dont les routes des deux explorateurs s'écartent, vers le nord, de 2 degrés de latitude à peine. Ces routes suivent généralement le courant des rivières; les altitudes qui ont été atteintes ne sont pas considérables, et ne depassent guère 1700 mètres. C'est le point culminant du quel Mr. Nieuwenhuis s'est approché dans la partie la plus septentrionale de sa route, près des sources des rivières Kapoewas et Mahakam (Koetei), dans la chaîne de montagnes qui sépare l'Etat de Sarawak du territoire Néerlandais. Ce n'est donc point une flore variée selon des régions d'altitude accentuées qui forme l'objet de notre travail, mais une flore homogène des grands bois ou forêts pluviales (Regenwald selon Schimper) d'un caractère hygro-thermique des plus prononcés, dans la quelle les éléments xerophiles sont extrèmement rares. Ce caractère se réflête aussi dans la puissance de developpement des frondes qui dépasse, dans les espèces identiques ou homologues, tout ce que j'ai pu voir dans les collections de Java, de Celebes et des Philippines. Vittaria longicoma, Hymenolepis callaefolia, Cyathea Sarawakensis, Nephrodium Larutense, Lindsaya longissima, Blechnum Finlaysonianum, Aspidium Motleyanum et Hallieri, Polypodium accedens, Polypodium incurvatum, peuvent servir d'exemples.

CARACTÈRE FLORISTIQUE.

Quant au caractère floristique de Bornéo, c'est à Mr. Stapf que nous devons un travail fort complet qui se base sur tout ce qui a été élaboré antérieurement à ce sujet. La question de la ligne de séparation entre les flores de la Malaisie Australe et la flore de l'Inde proprement dite y est longuement discutée. Quant aux fougères, les données phytogéographiques sont généralement les mêmes comme pour le reste de la végétation. C'est là le fait normal: à peu près partout les particularités dans la dispersion des fougères suivent assez exactement celles des phanérogames, au moins pour les régions chaudes du globe, et là où l'endémisme s'accentue dans le domaine des phanérogames, on trouve un endémisme analogue parmi les ptéridophytes; un pays qui est, pour sa flore, sous l'influence d'une région voisine ou lointaîne, l'est aussi pour ses fougères.

Pour ce qui concerne Bornéo, l'Ile la plus grande et la plus centrale de la Malaisie, on peut dire que sa flore ptéridologique est très homogène en comparaison des îles et archipels qui l'entourent: Celebes, Java, les Philippines. Il semble que cet entourage a intercepté les influences qui sont arrivées du dehors.

Les hauteurs de ces Iles ont reçu quelques espèces significatives des régions Australes d'un côté, du continent d'Asie de l'autre.

En fait *d'espèces Australes*, qui remplacent en quelque sorte, dans les stations très-élevées, les espèces boréales des montagnes, Java nous offre Gleichenia dicarpa et Doodia dives. Celebes Gleichenia dicarpa, Pellaea falcata; les Philippines ont Lomaria Fraseriana de la Nouvelle Zélande, qui sans étappe intermediaire et sans modification a franchi cette immense étendue; puis Pteris rugulosa, Nothochlaena distans, Lygodium volubile.

Pour les *espèces continentales*, je puis citer pour Java Polystichum diaphanum Zoll., qui n'est guère autre chose qu'une variété de P. Braunii des parties tempérées de l'hémisphère boréale; 3 espèces de Plagiogyria, Onychium Japonicum et auratum, Woodwardia radicans, plusieurs Athyrium dont un

est traîté par RACIBORSKY comme variété d'A. Filix femina.

Pour Celebes Dicksonia scabra, Adiantum aethiopicum, Onychium auratum, Japonicum, Pteris cretica, Plagiogyria glauca, Aspidium filix mas var.

Pour les Philippines, l'élément Chinois s'y fait déjà remarquer assez sensiblement par la présence d'Aspidium erythrosorum, varium, crenatum, Fauriei, Cyrtomium falcatum, Woodwardia radicans, Onychium Japonicum, Cheilanthes argentea.

Examinons la flore ptéridologique de Bornéo à ces points de vue là et nous trouverons que Gleichenia circinata et Schizaea fistulosa sont les seules espèces Australes qui s'y rencontrent. Le premier est au Kinabalu, au Nord de l'Ile, entre 5000 et 7000, et à 10500 pieds anglais. Il est répandu en Australie et à la Nouv. Zélande, et reparaît encore sur les montagnes de Malacca.

Le second a été trouvé par HALLIER à Bornéo, partie occid.; c'est une espèce d'Australie, de la Nouv. Zélande, du Chili, et reparaît à Madagascar. Quelques autres espèces de Bornéo, qui se trouvent aussi dans les régions Australiennes tempérées jusqu'à la Nouvelle Zélande, comme Hymenophyllum dilatatum, Adiantum diaphanum, Cheilanthes tenuifolia, Asplenium falcatum, ne rangent pas parmi les espèces Australes proprement dites, mais sont plutôt des plantes Malaises qui rayonnent au loin vers le Sud.

En fait d'espèces des régions élévées et plus froides du continent on ne peut guère citer que quatre cas d'immigration provenants des hautes chaînes Indiennes et Chinoises, et qui n'appartiennent pas au fond commum de la flore Malaise ou Indienne. C'est d'abord Polypodium ebenipes, indiqué par BAKER, selon BURBIDGE, une espèce alpine de l'Himalaya et de la Chine occidentale (Yunnan l. Delavay, Soulié) qu'on n'a pas encore trouvée ailleurs, sauf dans le N. de Bornéo, puis le Polypodium Griffithianum, qui habite Bornéo dans une variété plus grande que le type, appartenant aux régions élevées de l'Inde et de la Chine sans se trouver ailleurs dans la région Malaise, ensuite Niphobolus Beddomeanus, de la même provenance; enfin le Plagiogyria pycnophylla, espèce alpine de l'Himalaya à la Chine,

appartenant à un genre tout-à-fait de la haute montagne.

Le reste des fougères de l'Ile se groupe ainsi:

Espèces endémiques, ne se trouvant qu'à Bornéo.

Espèces de la Region Malaise proprement dite: j'entends par là les Iles et la Presqu'île avec des rayonnements vers Ceylan, vers l'Australie et la Polynésie tropicales ou semi-tropicales.

Espèces de la Region Indo-Malaise: espèces qui occupent bien la région Malaise, mais qui s'étendent au continent, dans l'Inde méridionale, dans l'Assam et le long des pentes de l'Himalaya comme à travers la Chine méridionale. Pour beaucoup de ces dernières espèces, la question du centre de création est encore douteuse: il se peut que ce centre n'est pas en Malésie, mais à l'intérieur du continent, surtout au Yunnan qui est si extrêmement riche en formes tant originales que dérivées.

Enfin: *espèces cosmolites* à travers les régions chaudes du globe.

Quant à la *serié endémique de Borneo*, je compte au Catalogue de Hose, qui contient un ensemble de 430 espèces et variétés de fougères, un nombre de 110 espèces appartenant à l'Ile en propre, auxquelles viennent s'ajouter 17 espèces nouvelles décrites dans le présent mémoire. C'est à peu près la proportion que nous offre l'Archipel des Philippines.

Parmi ces endémiques, quelques espèces et groupes d'espèces isolés et originaux font saillie:

Avant tout le genre *Matonia*, le type le plus ancestral de toutes les fougères actuelles pour le développement de la fronde aussi bien que pour le sore et l'indusie. L'une de ces deux espèces: M. pectinata n'est pas strictement confinée à Bornéo, mais s'étend au Mount Ophir de la Presqu'île de Malacca et au Carimon-Islands sur la côte de Singapore. Ce Matonia, par sa fronde flabelliforme et bipartite, se rapproche pour le port à Dipteris. Mais l'autre, appelée mal à propos M. sarmentosa par Baker (voir Catal. Hose 37) n'a été trouvé jusqu'ici que sur le bord d'une caverne dans le calcaire à Niah, Baram Residency, Sarawak. Elle a un rhizôme rampant, émettant des stipes écartées qui se fendent en dichotomies répétées de

lanières linéaires, entières et très-allongées, à axes centraux avortés. La grande irrégularité de ces dichotomies dénote le caractère archaique de cette plante. Le sore ressemble à celui de M. pectinata, mais est plus petit. Le second type ancestral qu'on peut revendiquer en partie au moins pour Bornéo, c'est *Dipteris*; car ici les espèces, partout ailleurs isolées, se multiplient. D. conjugata qui traverse toute la région Malaise, y semble commun, mais à côté il y a, comme nouvelle trouvaille de Mr. Nieuwenhuis, une forme naine, qui — ce qui est fort remarquable — est excessivement voisine de D. Wallichii qu'on ne connaît que de l'Assam Anglais. La distance locale entre la forme principale et la forme petite et dérivée est étonnante, à moins qu'on ne découvre entre deux une forme qui fasse jonction.

Un autre groupe de ce genre memorable est formée par D. Lobbiana et quinquefurcata Bak. à lobes étroits, dont la première apparaît aussi dans une var. naine: v. Ridleyi. Cette variété a été trouvée aux Carimon-Islands avec Matonia pectinata, tandisque la forme grande habite le mont Ophir, également avec le dit Matonia, et semble répandue à Borneo (Sarawak l. Hose 1894. Bongaya Lobuk Bay l. Ridley 9028 Dc. 1897). D. Hose dit (Catal. 73) on the banks of most rivers in Sarawak and N. Borneo at some distance above the highest point to wich the influence of the tide extends. Les localités trouvées par Nieuwenhuis et Hallier sont assez multiples. D. Lobbiana rayonne dans l'Archipel: Blunnort Ins. Regula coll. King 1879. Celebes Minahassa Kawewatre 50 m. alt. 2. III 95. l. Koorders 17045 β. Il y a des échantillons l. Nieuwenhuis et Hallier qui réunissent la variété naine au type. A D. Lobbiana se rattache, comme forme plus puissante, D. quinquefurcata, pour lequel je suis redevable à Dr. Hose qui indique la localité ainsi: somewhere inland of Bintulu, Sarawak. It has not been again observed (Catal. 73). Hormis les six formes de Dipteris précitées, dont cinq se trouvent à Borneo, il y a encore une septième, très-voisine de D. conjugata qui croît à une station bien excentrique: c'est le D. Chinensis Chr. du Kouy-Tchéou, Chine

centrale, où il a été découvert par le Père Cavalerie à Pin Fa près du mont Min-ou-Chan en 1903 (N. 391): „Couvre sur une vingtaîne de mètres carrés le pied d'un monticule surplombant un precipice; pas ailleurs". (Voir Bullet. Acad. Internat. Mans Avril 1904. 109.

Le troisième genre particulièrement riche à Bornéo c'est *Lecanopteris*, ce type appartenant aux Polypodes, mais distingué par un rhizôme enflé et partagé en compartiments habités par des fourmis, une fronde simplement pennée, succulente à sores renversés du côté superieur et munis d'un pseudo-indusie formé par le bord infléchi du lobe. Les Lecanopteris sont des épiphytes myrmecophiles des grands arbres. C'est Blume Fil. Jav. Tab. 94 qui le premier en a figuré deux espèces de l'Ile de Java: L. carnosa et L. pumila. Le premier a été retrouvé par F. et P. Sarasin et Koorders à Celebes. Cesati Felci Beccari Tab. 4. a publié de Bornéo une espèce à pinnae plus étroites: L. deparioides qui a une très-grande ressemblance avec L. patellifera figurée par Mr. Burck Fern-flora of Borneo Tab. 7, de Borneo aussi, l. Teysmann dans les Iles Karimat près Pontianak. L. Curtisii Bak., figuré dans Hook. Icon. fil. III 1607 de Sumatra ne semble guère différer essentiellement de la plante de Cesati et de Burck.

Mr. Nieuwenhuis vient de découvrir une autre espèce, à rachis largement aîlée, à pinnae très-serrées et à stipe très-court, ressemblant un peu à Prosaptia alata. Chose curieuse: un Polypodium du groupe de P. longifolium Mett., le P. soridens Hook. de Borneo, a de certains rapports avec les Lecanopteris par des sores depassant le bord de la fronde, souvent réflechis du côté superieur et munis d'un simulacre d'indusie par un petit bord dépassant le sore et quelque fois couvrant celui-ci.

Il y a un autre groupe de Polypodes myrmecophiles: celui de P. sinuosum Wall. dont le type se trouve aussi à Borneo. Ce groupe se distingue des Lecanopteris, hormis le sore qui est normal, par un indument du rhizôme consistant en écailles très-denses, qui sont le plus souvent peltées. Pour la forme de la fronde pennée, P. lomarioides Kze de Borneo l. Teysmann

s'approche le plus des Lecanopteris, tandisque le P. sinuosum, qui est répandu à travers la région Malaise, a une fronde normalement simple, lanceolée, mais qui peut être lobée aussi. Le P. imbricatum Karsten Epiphyt. Formen der Molukken Tab. 19 d'Ambon se distingue, selon l'auteur, par des écailles pointues. Le rhizôme de ces espèces ne forme pas, comme dans Lecanopteris, des masses enflées à compartiments, mais il est rampant, ramifiée, mais fort élargi, creux et forme une galerie plus ou moins continue habitée par les fourmis. Mais il y a une espèce de Celebes, découvert par Teysmann, retrouvée par F. et P. Sarasin: le P. sarcopus De Vriese et Teysm. (voir Christ Farnflora v. Celebes Ann. Buitenz. 15. 1. 158) qui a, pour le rhizôme enflé, formant un gros coussin à compartiments multiples, la plus grande ressemblance avec Lecanopteris; toutefois, la surface est écailleuse.

Parmi les *Polypodes* très-nombreux il faut citer encore le P. stenopteris Bak. dont la fronde lancéolée se termine en une longue queue portant les sores en forme de chapelet, et le P. flabellivenium Hook., formant une section à part, avec un limbe stipité, ovale, denté, des nervures non amastomosantes et des sores épars. Le P. leucophorum Bak. est très-particulier par une fronde lancéolée papyracée, cassante, à pubescence assez dense et en même temps à une grande quantité de paillettes blanches, formées par des dépôts calcaires. P. Weinlandi Chr. de la Nouv. Guinée est la seule espèce comparable à cette plante si originale.

Notons encore, parmi les *Sagenia* nombreux aussi, quelques especes à lobes étroits: S. Lobbii (Bak.) S. subdigitata (Bak.) et S. semibipinnata (Bak.) dont le dernier s'étend jusqu'à la Presqu'île Malaise; aussi quelques formes petites, à fronde simple. S. Labrusca (Hook.) a été publié déjà depuis longtemps par Hooker sous le nom de Polypodium et a été retrouvé à Java et Celebes; depuis, on a trouvé une espèce voisine: S. vitis (Racib. Aspidium). Dans les *Cyatheacées*, une petite forme alpine: Cyathea Dulitensis (Bak.) est voisine de formes analogues des sommités de Celebes. *Alsophila* ramispina Hook. se distingue

par des aphlébies épineux couvrant le bas du stipe, et A. Burbidgei par un duvet très dense d'écailles roussâtres le long des axes.

Les *Lindsaya* sont riches en formes endémiques dont je compte au moins 8 espèces, dont L. longissima n. sp. est une des plus grandes du genre. Dans les Hymenophyllacées il y de nombreuses formes endémiques, dont une des plus curieuses, retrouvée par Mr. Hallier, est le petit *Trichomanes* serrulatum Bak. qui oscille entre un Leptocionium v. d. Bosch et un petit Trichomanes du groupe de palmatum v. d. Bosch. Terminons par la mention de *Davallia* (Leucostegia) nephrodioides Bak., qui, par son indusie qui n'est ni celui d'un Leucostegia ni celui d'un Aspidium prend une position très à part dans les fougères.

Les *espèces de la région Malaise proprement dite*: confinées à Archipel jusqu'aux Philippines et à la Polynésie, jusqu'à Ceylan et l'Australie tropicale avec la Presqu'Ile de Malacca, sont au nombre d'à peu près 140. Pour plusieurs on peut admettre que Bornéo en est le centre de création, sans qu'il soit possible d'en fixer, même approximativement, le nombre. On peut présumer cet origine pour *Taenitis blechnoides*, qui à Bornéo seul se fend en plusieurs sousespèces dont nous décrivons une assez marquée; pour *Wibelia pinnata* dont à Bornéo il n'y a pas seulement toutes les formes connues ailleurs, mais aussi une forme naine décrite par Baker comme Davallia oligophlebia; pour un grand nombre de *Lindsaya* qui nulle part sont aussi variés comme à Bornéo (22 esp. selon le catal. de Hose) et pour les *Syngramme* dont Bornéo offre 8 formes, parmi les quelles il y a les plus originales: S. cartilagidens Bak. que Mr. Hose (Cat. 76) soupçonne être une var. de S. borneensis Hook. mais qui s'en distingue foncièrement par des frondes en rosette.

Le groupe *Indo-Malais* qui, quoiqu'appartenant principalement à la region Malaise aussi, rayonne au delà pour atteindre le grand continent: l'Assam, les bases de l'Himalaya, le Deccan, le Yunnan, contient environ 110 espèces. Ces deux dernières categories forment le fond commun de cette flore qui a, pour un pays aussi grand, une unité qu'on chercherait veinement

ailleurs, vû l'absence à peu complète d'éléments boréals, xerophiles ou heterogènes dans un autre sens. C'est une flore *hygro-thermique* à peu près pure, embrassant la presque totalité de la flore Malaise dans le sens le plus large.

Arrivons au dernier de nos groupes: aux *ubiquistes tropicaux*. Nous en comptons 30, et il vaut la peine de les enumérer: Ophioglossum reticulatum. Schizaea dichotoma. Chrysodium aureum. Lomariopsis sorbifolia. Vittaria lineata. Adiantum Capillus Veneris. Lindsaya trapeziformis. Oleandra neriiformis. Nephrolepis acuta, exaltata, cordifolia. Nephrodium unitum, molle. Aspidium semicordatum. Polystichum aculeatum. Didymochlaena lunulata. Asplenium cuneatum, caudatum. Trichomanes pyxidiferum. Filicula, rigidum. Pteris longifolia, quadriaurita, incisa. Pteridium aquilinum. Microlepia speluncae. Blechnum serrulatum. Ceratopteris thalictroides, Gleichenia dichotoma, glauca.

Quant à Lomaria procera, je trouve que la plante de Bornéo correspond à L. vestita de Blume de Java.

Ce nombre si restreint de plantes ptérid. qui sont cosmopolites à travers les pays chauds du globe prouve combien peu est fondée la notion d'une dispersion plus vague des fougères en comparaison des phanérogames. Le manque, dans cette liste, d'Asplenium Trichomanes et de Cystopteris fragilis démontre, une fois de plus, le caractère éminemment hygro-thermique de toute notre région. Même au Kinabalu au Nord de l'Ile, dont l'élévation est considérable, (4490 mêtres) et qui contient quelques Phanerogames d'un caractère assez boréal: Ranunculus, Potentilla, Gentiana, Deschampsia, il n'y a pas trace de ces fougères ubiquistes boréales.

Un rôle fort curieux y joue l'Osmunda Javanica, qui brave tous les climats du Kamtchatka jusqu'à Java, Celebes (Sarasin) et Ceylan, et qui se trouve à Bornéo aussi comme à Sumatra (Beccari Herb. Bogor.). C'est un type fort ancestral, qui reste fidèle aux côtes occidentales du Pacific et ne semble exiger que l'humidité exubérante de ces régions.

Ce qui est remarquable, c'est la rareté de quelques groupes

de fougères à Bornéo. Les Adiantum, si variés aux Indes et surtout en Chine et encore au Tonkin, n'y offrent que l'A. diaphanum, commun à l'extrême orient pacifique, l'A. Capillus Veneris, universel à peu près dans l'ancien monde, et 2 formes peu accentuées et endémiques. Les Lomaria n'y comptent que 2 espèces: le L. vestita de Java et une esp. endémique. Les Cheilanthes, les Nothochlaena, les Pellaea, les Doryopteris manquent à peu près complètement, puisque ce sont des plantes xerophiles ou désertiques. Même les Onychium, qui se trouvent encore aux Philippines et à Java n'y sont pas indiqués.

Les Blechnum ne comptent que le B. serrulatum, qui est répandu dans les deux hemisphères, et le B. orientale, archicommun à travers l'Asie tropicale, avec sa sousespèce B. Finlaysonianum qui n'appartient qu'à la région Malaise. Le manque à peu près complet des Elaphoglossum est significatif: tandisque les Iles avoisinantes possèdent encore un nombre, modique il est vrai, de ce genre essentiellement Américain, l'Ile centrale de Bornéo n'en a reçu qu'une seule trace: une forme appelée par Cesati Acrostichum Norrisii, à moins que des recherches ultérieures n'en dévoilent encore plusieurs, reserve qui se pose toujours en vue d'un pays aussi vaste et des parties de terrain si restreintes, explorées jusqu'à ce jours. Pourtant, tout ce que nous savons de Borneo nous fait présumer que les surprises seront bien moins grandes que par exemple dans un coin quelconque de la Chine occidentale. Bornéo est isolé par la mer Chinoise assez large qui le sépare du continent et par le demicercle des Iles qui, vers le Sud et vers l'Est, interceptant les influences étrangères, et monotone par l'unité de sa surface peu élevée et couverte de forêts arrosées par un système de cours d'eaux si riche.

Quant aux augmentations que les Récoltes Hallier et Nieuwenhuis ajoutent à la liste combinée par Mr. Hose pour la flore ptéridologique de l'Ile, elles sont au nombre de 38, dont 16 espèces nouvelles, ce qui porte le chiffre total des fougères de Bornéo à environ 470.

Ces augmentations sont les suivantes:

Acrophorus nodosus, connu de Java, Celebes, Malacca et du Sikkim.

Nephrodium Larutense, connu de Perak, presqu'ile de Malakka.

„ sagittifolium. connu de Java.

„ lineatum, connu de Java, Sumatra et Bornéo selon Mettenius Fil. Ind. 235.

Sagenia palmata, connu de Sumatra et Bornéo selon le même 238.

Sagenia vitis, décrit par Raciborsky sur des échantillons vivants rapportés par Mr. Nieuwenhuis.

Diplazium Hosei, connu déjà de Bornéo l. Hose.

Lomaria vestita, connu de Java.

Polypodium setosum, de Java.

„ Griffithianum, connu de l'Inde et de Chine.

„ angustatum Bl. de Java.

Dipteris Lobbiana v. Ridleyi, connu des Carimon-Islands.

Niphobolus Beddomeanus, connu du N. de l'Inde et de la Chine occid.

„ Christii, connu de Borneo l. Hose.

Vittaria angustifolia connu de Java.

Pteris asperula, repandu par la region Malaise de l'Inde aux Philippines.

Hemionitis Zollingeri, connu de Java et de Celebes.

Nephrolepis cordifolia universel dans les pays chauds.

„ davallioides connu de Java et de Celebes.

Davallia hymenophylloides, de l'Inde, de Java, des Philippines.

Gleichenia Warburgii, de Batjan et Celebes.

Schizaea fistulosa, connu d'Australie, de la Nouvelle Zélande, Nouv. Calédonie, Chili et Madagascar.

Pour les 16 espèces nouvolles, leur affinité et leur valeur taxinomique, je renvoie le lecteur à la partie spéciale de ce mémoire, j'attire ici son attention seulement sur un nouveau Dipteris, un nouveau Lecanopteris, et un nouveau Taenitis.

LITTÉRATURE.

Les publications traitant des ptéridophytes de Borneo qui me sont connues sont les suivantes:

Vincenzo Cesati, Felci Borneo Beccari in Att. Acad. scienze fisic. matemat. VII. N. 8.
O. Beccari, Felci di Borneo in Malesia III.
J. G. Baker (Collect. of F. W. Burbidge and Dr. Hose) Journ. of Bot. 1879, 1888 and 1891.
» On a Collect. of ferns made by the bishop of Singapore and Sarawak (Dr. Hose) Journ. Linn Soc. 22 (1886) 222.
» On a further Collection of ferns from W. Borneo made by the same Journ. Linn. Soc. 24 (1887) 256.
Dr. Hose. Bishop of Singapore and Sarawak. A catalogue of the ferns of Borneo and some of the adjacent Islands in Journal of the Straits branch of the Royal Asiatic Soc. N. 32 (1895?)
W. Burck. Contribution to the fern flora of Borneo (Collect. Teuscher and Teysmann) in Annal. Buitenzorg IV (1886) 88.
O. Stapf. On the flora of Mount Kinabalu in N. Borneo (Collect. Dr. G. D. Haviland) in Transact. Linn. Soc. Bot. 4. (1893) 69.
Raciborsky in Bullet. internat. de l'Académie des sciences à Cracovie, Classe Mathématique et Natur. 1902.

Catalogue spécial.

Notez que j'indique par E. N. les trouvailles dûes à l'Expédition de Mr. Nieuwenhuis, et par H. celles de Mr. Hallier.

Note. Un I après E. N. (expédition Nieuwenhuis) indique le collecteur Javanais Iaheri, et un A le collecteur Amdiah.

ASPIDIUM Sw.

1. *Aspidium* (Lastrea) *gracilescens* Blume Enum. Pl. Jav. 155.
Hab. E. N. I. Soengei Pari 573. H. 2841.

2. *Aspidium* (Lastrea) *immersum* Blume Enum. Pl. Jav. 156.
Rhizôme épais, oblique, court. Base des stipes couverte d'écailles longues de $1^1/_2$ cent., subulées, brun foncé, entortillées.
Hab. H. 2843. 248.

3. *Aspidium* (Lastrea) *echinatum* Metten. Fil. Ind. 230.
Hab. E. N. I. Soengei Mague 628.

4. *Aspidium* (Lastrea) *Motleyanum* Hook. Synops. Ed. II 266 Nephrodium.

Ab A. crassifolio Bl. Enum. Pl. Jav. 158 differt statura duplo majore, textura rigide coriacea, pinnis paucioribus remotis, latioribus: basi ultra 3 cent. latis dilatatis fere hastatis, subsessilibus, segmentis profundius incisis subacutis subfalcatis, costa costulisque prominentibus, soris medialibus separatis.

A. crassifolium pinnis petiolulatis basi haud dilatatis angustioribus $1\frac{1}{2}$ cent. latis, segmentis numerosioribus obtusis rectis, soris costulae proximis sese tangentibus, imo textura — invito nomine — papyracea differt.

Hab. E. N. I. Boekit Batoe Ajah 1634. H. 441. 557. 1730. 3156. A. crassifolium se trouve aussi à Borneo: Sarawak l. Dr. Hose.

5. *Aspidium* (Lastrea) *Hallieri* n. sp.

Un des plus grands Lastrea, distingué par un tissu coriace, un léger dimorphisme dans le sens des segments sorifères plus courts et plus étroits que les segments de la fronde stérile, par une rachis à duvet court et à écailles très-longues et très nombreuses à l'instar de Nephrodium crinipes Hook., et par une villosité dense de la costa supérieure, comme on les trouve dans bien des Cyathea et Alsophila, et qui est un trait distinctif de tant de grandes fongères tropicales.

Stipite crasso $\frac{1}{2}$ cent. diametro cylindrico opaco rufo, cum rachi pube brevissima rufa tecto, et cum rachi inferiore squamis $\frac{1}{2}$ cent. longis lanceolato-subulatis patentibus scariosis atrobrunneis dense vestito; fronde ovato-lanceolata basi uti videtur vix attenuata acuminata, 1 metr. et ultra longa 35 cent. lata, pinnis folii non soriferi confertis paribus late sessilibus patentibus basi 3 cent. latis caudato-acuminatis profunde incisis usque ad alam 3 mill. latam utroque costae latere, segmentis pectinato-confertis ca. 35 infra apicem serratum, 1 cent. longis 4 mill. latis falcato-lanceolatis obtusiusculis, costa, costulis nervisque rufis breviter pubescentibus, nervis 12 ad 15 utroque costulae latere, simplicibus, valde prominentibus, margine subintegris aut subcrenulatis leviter inflexis breviter ciliatis, pagina superiore glabriuscula, excepta costa ciliato-pubescente, textura coriacea nitida, colore sicce rufo-ochraceo.

Folii soriferi pinnis 2 ad $2^1/_2$ cent. latis, inprimis versus folii basin remotis paribus segmentis 2 mill. latis, soris minutis fulvis medialibus aut costulae approximatis circa 15 utroque costulae latere, indusio parvo fugaci aut nullo.

Hab. H. 3204.

ACROPHORUS Prsl.

6. *Acrophorus nodosus* Prsl. Tent. Pter. T. 3. Davallia Hook. Syn. fil. 92.

Hab. E. N. A. Batoe Lessoeng 442.

NEPHRODIUM Schott.

7. *Nephrodium Larutense* Beddome Suppl. Ferns Brit. Ind. 1892. 73.

Hab. E. N. I. Boekis Botoe Milier 356. H. 2704.
Malacca: Larut Perak l. Dr. Hose 1894.
Selangor 15th mile Pahang Track. l. Ridley 1897. 8632.

8. *Nephrodium hispidulum* (Decaisne Nouv. Ann. Mus. Paris III 346 Aspidium). Baker.

Hab. E. N. I. Soengei Bloe-oe 1124. Seliboelan Tepoetsy 861.
Soengei Boelit 276. H. 415.

9. *Nephrodium sagittifolium* Blume Enum. Pl. Jav. 153.

Hab. E. N. I. Tadjoek 212. H. 2840.

Nouveau pour Borneo. Connu de Java depuis Blume.

10. *Nephrodium lineatum* Blume Enum. Pl. Jav. 144. Metten. Ann. Lugd. Batav. I 235.

Une forme presque glabre à pinnae fertiles non contractées et un peu pétiolées, tronquées-auriculées. N. simulans Baker Journ. bot. 1888. 325 diffère d'après mes échantillons de Sarawak l. Hose par un tissu coriace et des pinnae obtuses, sessiles, à peine auriculées.

Hab. E. N. I. Soengei Pary 590.

11. *Nephrodium heterocarpon* Blume Enum. Pl. Jav. 155. Metten. Ann. Lugd. Batav. I. 233.

La souche de la plante de Borneo est assez remarquable: le rhizôme est dressé, court, épais, à racines nombreuses, lisses, noires, rameuses, fortes. En outre les bases des stipes émettent des racines adventives longues, non rameuses, longuement tomenteuses par des radicelles brun-clair, étalées, simples.

Hab. H. 39. 1728. 1729. 2305. 2842. 3226.

12. *Nephrodium urophyllum* Wall. Cat. 299. Polypodium.
Hab. H. 44. 3157.

MENISCIUM Schreb.

13. *Meniscium Hosei* Bak. Journ. Linn. Soc. 22. 230.
Hab. E. N. I. Soengei Pary 572. E. N. A. Soengei Boeleng 123.

SAGENIA Prsl.

14. *Sagenia pteropoda* Baker Journ. Bot. 1888. 325 Nephrodium.
Hab. E. N. I. Boekit Moang 1005. H. 623.

15. *Sagenia polymorpha* Wall. Cat. 382 Aspidium.
Hab. H. 1821.

16. *Sagenia palmata* Mett. Ann. Lugd. Bat. I. 238. N. 65.
Hab. E. N. A. Soengei Boeling 124.

17. *Sagenia Labrusca* Hook. Sp. V. 74. Tab. 185. C. Polypodium.
Hab. E. N. I. N. Bohongan 231.
Aussi à Celebes (F. et P. Sarasin) et à Java (Raciborsky).

18. *Sagenia Vitis* Racib. Bullet. internat. acad. Sciences Cracovie, Classe Mathem. et Natur. (1902) 60. Aspidium.

J'identifie cette plante à l'espèce de Raciborsky d'après la diagnose allemande de l'auteur; toutefois, je crois bien faire de décrire ici les échantillons de Nieuwenhuis.

Petite espèce des dimensions de S. Labrusca, mais à fronde très-largement cordiforme et à pubescence particulière.

Rhizomate radicoso crasso obliquo brevi stipitum vetustorum rudimentis crassis obtecto, squamis subulatis brunneis $^1/_2$ cent.

longis vestito, stipitibus fasciculatis numerosis 20 ad 25 cent. longis tenuibus flexuosis sulcatis atrocastaneis sive ebeneis nitidis squamulatis et versus basin setis atropurpureis $^1/_4$ cent. longis vestitis. Lamina 10 cent. longa 8 cent. lata simplici late cordiformi, sinu profundo nunc aperto tunc clauso sive lobis imbricatis, margine plus minus undulato, facie superiore nuda, inferiore inprimis in nervis ob pubescentiam brevem rufam subvelutina, nervis 10 ad 12 utroque costae latere, manifestis prominulis ochreo-rufis, rectis, usque ad marginem protensis, nervulis transversis occultis circa 10 a costa ad marginem, multas areolas tetra- aut pentagonas admodum regulares, nervulos clavotos includentes formantibus. Soris raris minutis punctiformibus remotis per laminae faciem irregulariter dispersis non immersis exindusiatis. Textura fragili subcoriacea, facie superiore obscure viridi, inferiore ferrugineo-rufa.

Hab. E. N. I. Boekit Leang Karing 1187.
E. N. A. Oeloe Tjihan 326.

Polypodium Dulitense Baker Kew Bullet. N. 80. Aug. 1893. 211 a été rapproché à tort par Mr. Baker de S. Labrusca. C'est un vrai Polypodium groupe Phymatodes, très voisin de P. oodes Kunze. Je l'ai de Mr. Hose de Sarawak Mt. Dulit.

19. *Sagenia difformis* Blume Enum. Pl. Jav. 106 Polypodium. Polypodium irregulare Blume Fil. Jav. 164. Tab. 72.

Hab. H. 319. 722.

LEPTOCHILUS Klfs.

20. *Leptochilus lomarioides* Blume. Enum. Pl. Jav. 206. Acrostichum Blumeanum Hook. Spec. V. 268.

Forme stérile de cette plante si variable à pinnae rhomboidales, auriculées, obtuses.

Hab. E. N. I. 574. Soengey Pary.

Je n'ai pas su voir dans la Collect. Nieuwenhuis le Polybotrya Nieuwenhuisenii Racib. Bullet. internat. Acad. Cracovie classe Math. et Natur. (1902) 57, dont l'auteur dit qu'il pro-

vient de Borneo Mahakam et qu'il est cultivé à Buitenzorg sous N. 1183.

DIPLAZIUM Sw.

21. *Diplazium maximum* Don Prodr. flor. Nepal. 8. Asplenium.
Hab. H. 2773.

22. *Diplazium latifolium* Don Prodr. flor. Nepal. 8. Asplenium.
Hab. H. 655. 3227.

23. *Diplazium Hosei* Christ Bullet. Soc. bot. Belg. 32. II. 93. (1894). Asplenium latifolium var. Baker in Hose Catal. 59 N. 32.
Hab. E. N. I. 866. Seliboelan Tepoetsy.
Découvert par Dr. Hose à Sarawak.

24. *Diplazium porphyrorachis* Bak. Journ. Bot. 1879. 40. Asplenium.
Hab. E. N. I. Soengei Dengey 823. Soengei Broemei 1087. Bohangan 230. Boekit Katti 297.
La même espèce de Sarawak. l. Dr. Hose et de Takale Kadjo Celebes l. F. et P. Sarasin.

25. *Diplazium porrectum* Wallich cat. 204. Asplenium.
Hab. E. N. I. B. Boekit Kasian 186. Bloe-oe 689.

26. *Diplazium esculentum* Presl. Rel. Haenk. I. 45. Asplenium.
Hab. H. 1011.

27. *Diplazium cordifolium* Blume Enum. Pl. Jav. 190.
Hab: E. N. I. Boekit Katti 305. H. 1353. 1727.

28. *Diplazium lineolatum* Blume Enum. Pl. Jav. 191.
Hab. E. N. I. Soengei Bloe-oe 388. Soengei Pari 546. H. 663.

ASPLENIUM L.

29. *Asplenium squamulatum* Blume Enum. Pl. Jav. 174.
Forma stipite 10 cent. longo, rachi squamis lanceolato-subulatis brunneis 3 mill. longis dense obtecta, lamina valde decur-

rente 4 cent. lata, squamis minutis dense sparsa. Soris admodum irregularibus 2 ad 4 mill. distantibus, a margine 5 ad 7 mill. spatio separatis.

Hab. Boekit Leang Karing E. N. I. 1194.

Exactement la même plante de Ternate.

Forma calvescens, soris confertis, ca. 2 mill. distantibus.

Hab. E. N. I. Sangkap Penilim 1527.

Je n'ai pas su voir dans la collection Nieuwenhuis l'Asplenium glochidiatum Racib. Bullet. Internat. Acad. Cracovie Classe Mathem. et Natur. (1902) 62 qui est de Mahakam, Borneo et se trouve cultivé dans le jardin de Buitenzorg N. 1752.

30. *Asplenium Borneense* Hook. Spec. 3. 135.
Hab. H. 416. 3301.

31. *Asplenium hirtum* Klfs. Enum. fil. 169.
Hab. E. N. I. B. Arengei Tepoetsy 899. Boekit Siang Karing 1195.

32. *var. obtusum* n. v. pinnis minoribus obtusissimis.
Hab. H. 3284.

33. *Asplenium subaquatile* Cesati Felci Borneo Beccari Atti Acad. Scienze fis. mat. VII. N. S. 20. Tab. 3. 5.
Hab. E. N. I. Boekit Milie. A. 365. s. i. l. 213. H. 940.

34. *Asplenium falcatum* Lam. Encycl. II. 306.
Hab. E. N. A. Batoe Lessoeng 402.

35. *Asplenium cuneatum* Lam. Encycl. 2. 309.
Hab. Hall. 3300. 3339.

36. *Asplenium nitidum* Sw. Synops. 84. 280.
Hab. E. N. I. Seliboelan Tepoetsy 864.

37. *Asplenium tenerum* Forst. Prodr. flor. Nov. Holl. 80.
Typ. pinnatum.
Hab. E. N. A. Boekit Tjihan A. 306. Boekit Kasinu 1047. H. 3332.

38. *var. Belangeri* Kunze bot. Zeit. 6. 176. Asplenium, bipinnatifidum.
Hab. H. 404. 535.

39. *Asplenium persicifolium* I. Sm. in Hook. Journ. bot. 3. 408.
Hab. H. 1707.

40. *Asplenium dichotomum* Hook. II. Cent. ferns. Tab. 39.
Hab. E. N. I. Boekit Prapan 1367.

BLECHNUM L.

41. *Blechnum orientale* L. Spec. 1535.
Hab. H. 1411.

42. *Blechnum Finlaysonianum* Wall. Cat. 2172.
Hab. H. 45. 451.

On a de la peine à admettre la valeur spécifique de cette forme gigantesque, qui ne se distingue guère que pas ses dimensions. Pourtant, ce n'est qu'à Borneo et à la Presqu'Ile de Malacca qu'elle est connue.

LOMARIA Wlld.

43. *Lomaria vestita* Blume Enum. Pl. Jav. 203.
Hab. H. 1701.

J'identifie cette forme du groupe L. capensis à celle de Blume de Java sur la foi d'un échantillon de Raciborsky.

STENOCHLAENA J. Sm.

44. *Stenochlaena palustris* L. Polypodium St. scandens J. Sm. Hook. bot. Journ. 4. 149.
Hab. E. N. A. Soengei Mendjiloe 405. H. 73.

LOMARIOPSIS Fee.

45. *Lomariopsis sorbifolia* (L. spec. Plant 1526 Acrostichum) Fee Acrost. 69.

On sait que dans l'Archipel Malais le Lomariopsis sorbifolia

montre un développement particulier des feuilles de la base du rhizôme, développement qui diffère tellement de celui des feuilles supérieures que les auteurs ont pris ces feuilles metamorphosées pour des espèces et genres absolument différents. Mr. G. Karsten, Epiphytenformen der Molukken in Annal. Jard. Buitenz. 12. 2. Tab. 14. 15 fig. 25—28 a décrit et figuré ce phenomène sous le nom de Teratophyllum aculeatum Mett. Le premier qui a publié une forme analogue, c'est Bory de S. Vincent, en l'appelant Scolopendrium D'Urvillei (voir Kunze Farnkr. Schkuhr's Suppl. I. Tab. 5).

Hooker a décrit une telle plante sous le nom de Davallia achilleaefolia Wall. (Spec. fil. I. Tab. 56 D). Baker a nommé Triphlebia dimorphophylla (Beccari Malesia 3. 42. Tab. 5) une plante à peu près identique au Scolopendrium d'Urvillei. Moimême, j'ai figuré les différentes modifications de ces feuilles dans Farnkr. der Erde 40. Tab. 96.

Dr. Hose, dans son Catalogue Ferns Borneo in Journal of the Straits Branch of the Royal Asiatic Soc. N. 32. 80, décrit ce curieux dimorphisme très-bien comme suit:

„The lower part of the plant differs curiously from the upper part. For a distance of 2 or 3 feet from the ground the rhizome is thin, almost threadlike, and bears short fronds with deeply pinnatifid pinnae. It then swells out to the normal thickness of 1/4 in. or more, and bears sterile and fertile fronds of the usual form and size".

Les collections faites par les Javanais à la suite de Mr. Nieuwenhuis et pr. M. Hallier contiennent les modifications que je vais signaler ci-après. Constatons d'abord que les feuilles normales de Lomariopsis sont écartées, grandes, pennées à pinnae lanceolées, à base égale, à bords entiers et dentées seulement vers la pointe, à nervures latérales simples ou fourchues à la base, paralleles, nombreuses à tissu ferme, un peu coriace, formé de plusieures couches de cellules, à stomates sur la surface inférieure. Les sporanges se trouvent sur la face inférieure de feuilles dimorphes à pinnae très-étroites, linéaires.

Les feuilles basilaires metamorphosées, au contraire, sont

petites, serrées, à pinnules qui varient de la forme ovale et simple par différents degrés de décomposition jusqu'à des pinnae bi- et tripennées. Les pinnules de 2 et 3 ordre sont souvent cuneiformes et même à bases inégales à l'instar des Asplenium bipennés.

Les fonctions de ces feuilles, que Mr. Karsten appelle Wasserblätter: feuilles aquatiques, sont bien exposées par lui: elles ont la tâche de recevoir l'humidité si nécessaire à une liane qui mène une vie aérienne presqu'exclusive et dont les feuilles supérieures sont peu adaptées, vû leur étroitesse et leur surface peu développée, à s'emparer d'eau suffisante pour une plante si puissante à rhizôme ligneux long de quelques dizaines de mêtres.

La constitution du limbe de ces feuilles auxiliaires, qui entourent le bas de la tige comme un réseau, a été examinée sur ma demande par Mr. A. Fischer Bâle, qui a bien voulu me fournir les détails suivants:

Les stomates sont en nombre bien restreint, comparés à ceux de la feuille normale, et sont répartis très-inégalement.

Les cellules de l'épiderme de la face superieure sont beaucoup moins ondulées que celles de la feuille normale.

Celles de la face inférieure ne diffèrent guère, sauf par des parois moins épaisses.

Quant au chlorophylle, les feuilles aquatiques en ont beaucoup plus que les feuilles aériennes ou normales.

Le tissu foliaire est notablement réduit: la feuille aquatique consiste à peu près uniquement des deux couches épidermales, très-riches en chlorophylle, et séparées par des espaces intercellulaires. Les cellules épidermales ont du parechyme en forme de pont (Brückenparenchym). On voit que la structure se rapproche singulièrement des Hymenophyllacées! Les feuilles normales n'ont pas de poils; les feuilles aquatiques en ont, mais peu. Dans un cas, on a pu constater des poils ramifiés, dont la cellule terminale est toute remplie de graines d'amidon.

Tout cela dévoile une organisation inférieure, comparable à un retour à l'état prothalloide. A l'étage de séparation des

deux espèces de feuilles, il y a des passages fort curieux de l'une à l'autre (voir la figure de Kunze l. cit. pour le Scolopendrium D'Urvillei). Le bas de la feuille est souvent bipenné et franchement „aquatique" tandisque la moitié supérieure est déjà la feuille normale et simple. Ces dernières feuilles transitoires participent encore, dans un certain degré, à la nature „aquatique". Dans un cas, une telle feuille consiste de 4 à 5 couches cellulaires, tandisque la feuille complètement normale en a 5 à 6, y compris l'épiderme.

Mais ce qui est des plus remarquables, c'est le désordre complet que ce dimorphisme produit quelquefois dans la disposition des sores. On sait que la feuille sorifère normale de Lomariopsis est recouverte entièrement de sporanges sur sa face inférieure. Dans les feuilles végétatives les plus rapprochées de la base, dans le voisinage immédiat des feuilles aquatiques, on observe le phenomène étrange de groupes de sporanges étendus le long des nervures latérales, singeant pour ainsi dire des sores d'Asplenium. C'est ce qui la figure de Kunze déjà citée plusieurs fois démontre clairement. Mais il y a plus. Ces pseudo-sores ont quelquefois de faux indusies, des membranes qui partent des nervures ou de fausses nervures intercalées entre les nervures normales, ou directement de l'épiderme, et qui suivent le pseudo-sore. Ainsi, on peut trouver des sores imitant un sore d'Asplenium; c. a. d. accompagné d'un indusie basilaire plus ou moins complet, ou un sore de Scolopendrium, c. a. d. deux indusies opposés qui encadrent le sore de droite et de gauche et qui partent de 2 nervures latérales entre les quelles le sore est placé; des sores de Triphlebia, où les 2 indusies sont attachés à une nervure intercalée entre deux nervures latérales, et des sores de Diplora, où les 2 indusies sont attachés à la même nervure pour couvrir le sore de droite et de gauche.

J'ai décrit moi même dans le Journal botanique une plante de l'Annam sous le nom de Diplora Cadieri que je soupçonne maintenant être simplement un de ses formes sorifères de Lomariopsis. Les feuilles, dans ce cas, ne sont point partagées,

mais simples, non pennées, sortant directement du rhizôme comme celle d'un Elaphoglossum lisse, et semblent jouer parfaitement le rôle de feuilles aquatiques.

Ce qui distingue toutes ces formes à pseudo-sores, c'est l'irrégularité. Tantôt le sore est complet, tantôt très-rudimentaire, tantôt l'indusie est correcte, tantôt fragmentaire, et la verité se revèle surtout là, où l'indusie manque ou longe le sore de son côté antérieur seul, ce qui n'est jamais le cas dans les vrais Asplenium.

Ce qui fait reconnaître aussi ses formes masquées de Lomariopsis, c'est le rhizôme tortueux, noir, lisse, d'une croissance indéfinie, souvent aciculé.

On a décrit comme des genres et des espèces un certain nombre de formes à feuilles simples et à indusies d'une position très-variée et je ne puis me défendre du soupçon que sinon toutes, au moins une bonne partie ne sont que des Lomariopsis ainsi modifiés. Voici des exemples:

Scolopendrium longifolium Prsl., Rel. Haenk. I. 48. Tab. 9 Asplenium Linza Cesati fil. Beccar. Polynes. 4.

et Asplen. subserratum Cesati cit., à feuilles simples, avec le même arrangement du sore à peu près, se dévoileront probablement de la même façon comme des états anormaux de L. sorbifolia.

Diplora longifolia Baker. Hook. Ic. III. Tab. 1651 a un sore qui longe la nervure, et dont les 2 indusies partent des 2 côtés de la nervure pour se rencontrer au milieu, pourrait être de la même origine.

Le Scolopendrium pinnatum J. Sm., trouvé par Cuming aux Philippines, rangé par Baker Malesia III. 4, dans son nouveau genre Triphlebia (voir Hook. Icon. III. Tab. 1652) qui est penné et a des sores placés *entre* les nervures, le long d'une nervure intercalée (nervus spurius) comme dans les Angiopteris, à 2 indusies attachées aux nervures, a un peu l'air de Lomariopsis laurifolia J. Sm., mais est pourtant une bonne espèce du groupe des Aspleniées, comme des échantillons nouvellement collectés à Mindanao par Copeland demontrent clairement.

Il y a aussi un Asplenium des Iles Samoa: A. multilineatum Brackenridge, qui suit un développement parallèle, mais qui, malgré l'extrème ressemblance dans le port, ne saurait être réuni au Lomariopsis. Le bas du rhizôme et le jeune rhizôme portent des feuilles bi- à 3 tripennées du port d'un Asplenium groupe Auritum, les feuilles du haut du rhizôme longuement rampant sont en tout point semblables à celles de Lomariopsis, mais à sores très-nombreuses normaux et à indusie quoique étroit et bientôt enroulé, pourtant regulièrement placé et constitué (voir Hooker spec. fil. III. Tab. 183) et Reinecke Flora v. Samoa in Engler bot. Jahrb. 23. 2 (1896) Tab. 4.

Des formations parallèles ne sont pas trop rares dans la flore Malaise. Lindsaya repens Bory (Davall. Hook. Syn. 93) pectinata Blume Enum. Pl. Jav. 217, à long rhizôme rampant, à feuilles simplement pennées, à pinnae entières ou legèrement crênelées, a, au bas du rhizôme et dans ses ramifications, des feuilles qu'on prendrait pour des Trichomanes: très-diaphanes, petites, bipennées à pinnae très-nombreuses partagées antérieurement en fines lanières linéaires nombreuses souvent fourchues, le tout d'une délicatesse extrème. Ces frondes enveloppent le rhizôme comme une nuée de verdure et jouent évidemment le même rôle comme les feuilles aquatiques de Lomariopsis.

Les formes aquatiques de ce Lindsaya ont été baptisées fort diversement: Davallia hemiptera Bory Hook. Sp. I. 176. Lindsaea hymenophylloides Blume Enum. pl. Jav. 218, et je n'hésite pas à y rattacher Davallia delicatula Christ Farnflor. Celeb. Ann. Buitenz. 1897. 97.

Quelquefois, mais rarement, ces feuilles modifiées portent de petits sores à indusie au bout des lobes.

Chose très-curieuse: jamais on n'a vu en Amérique, òu le Lomariopsis sorbifolia est aussi commun qu'en Malaisie, ces feuilles aquatiques partagées, mais bien des feuilles à dimensions très-réduites, à pinnae petites et ovales, dentées, à rachis largement ailées. Ces petites feuilles entourent en masse aussi les jeunes pousses des rhizômes de la plante, et remplissent probablement les fonctions des feuilles aquatiques plus modifiées de l'Archipel.

Ce qui m'a frappé le plus, c'est de trouver dans un genre qui paraît accomplir l'idéal pour l'assimilation de l'humidité dans les fougères: dans les Trichomanes, une espèce qui ne peut se passer de l'auxiliaire de feuilles aquatiques.

C'est le T. tenuissimum Christ in Schumann et Lauterbach Flor. Deutsch. Schutzgeb. Südsee 106, mais qui doit prendre un nouveau nom à cause d'un Trichomanes de Quito, déjà nommé ainsi par Van den Bosch dans Nederland. Kruidkund. Archief V. 2. 1861. 156. Je l'appelle donc T. aphlebioides.

Cette espèce est grande, extrèmement décomposée en lanières fort nombreuses, fines, mais distinctement élargies en limbe et non cylindriques. Au bas des frondes, tantôt sur le rhizôme tantôt à la base du stipe, on trouve des feuilles accessoires petites, décomposées aussi, mais à lanières bien plus étroites et presque cylindriques et réduites à la nervure.

Un exemple très curieux d'une grande espèce d'Amérique, c'est le Pteris Kunzeana Agh., qui se développe à l'aide de feuilles analogues. Il m'a été fourni par Mr. C. Werckle du Costa Rica, qui m'a envoyé de jeunes plantes, émettant d'abord des feuilles stipitées, à limbe deltoide et très-décomposé en lanières filiformes très-nombreuses d'un vert extrêmement foncé, très-riches en chlorophylle, qui ont une si grande ressemblance avec Cheilanthes incisa Mett. ou Ch. meifolia Eat. que je les prenais d'abord pour une nouvelle espèce de ce groupe-là.

Mais un envoi postérieur qui contenait des sujets plus avancés où les premières feuilles normales du Ptéris commencent à poindre, m'a démontré clairement qu'il y a là des feuilles aquatiques destinées à soutenir et à fortifier l'essor d'une plante aussi vigoureuse comme ce Ptéris qui, à l'état adulte, a 2 mêtres de hauteur et plus. J'ai observé une organisation analogue dans d'autres Pteris: par ex. dans P. Cameruniana Kuhn de l'Afrique occidentale.

En général, partout où les feuilles primordiales des fougères sont plus partagées, plus riches en chlorophylle, plus minces que les feuilles adultes, on pourra admettre que leur rôle est plus ou moins celui des feuilles aquatiques: pour protéger la

jeune plante contre la dessiccation et lui amener de l'humidité.

Dans le Lomariopsis, ses feuilles aquatiques, qui n'appartiennent, dans ces Pteris, qu'à l'état très jeune de la plante, se maintiennent à l'état adulte et probablement continuent à se reproduire le long des ramifications successives de la base du rhizôme aérien.

. Voici enfin les formes de Lomariopsis sorbifolia rencontrées dans les Coll. de Borneo:

Foliis aquaticis simpliciter pinnatis, pinnis rotundatis, sessilibus, crenatis, 6 mill. Diam., in pinnas iterum pinnatifidis sensim transientibus.

Hab. Teuscher coll. Bogor. 526.

Foliis aquaticis pinnatis pinnis petiolatis ovatis obtusis integris.

Hab. E. N. Jaheri 35 s. i. l.

Foliis aquaticis bipinnatifidis lobis obtusis.

Hab. Hallier 666.

Fol. aquaticis pinnatifidis, lobis obtusis.

Hab. Hall. 667.

Fol. aquaticis pinnatis pinnis crenato-lobatis.

Hab. Hall. 440. 1852.

POLYPODIUM L.

46. *Polypodium (Eupolypodium) decorum* Brackenr. fil. U. St. Expl. Exp. F. Tab. 2. 2.

Hab. H. 2367. 2464.

47. *Polypodium streptophyllum* Baker Journ. Bot. 1879. 42 comme P. clavifer Hook. une espèce affine de P. cucullatum Blume (Calymmodon).

Hab. H. 735. La même plante à pinnae un peu plus larges a été trouvé à Ambon Trena 1900 l. Boerlage 344 Mus. Lugd. Bat.

48. *Polypodium subrepandulum* n. spec.

Très-voisin de repandulum Mett. que j'ai de Borneo Sarawak l. Hose, identique avec la plante de Ceylan l. Wall., mais différent par un tissu delicatement herbacé non coriace et des

pinnae plus nombreuses, bien plus étroites, plus rapprochées et des sores plus proéminents, comme aussi par une pubescence qui manque au P. repandulum.

Rhizomate brevi radicoso coespitoso, foliis fasciculatis, stipite brevi tenui, foliis 6 ad 10 cent. longis $1^1/_2$ ad 2 cent. latis versus basin attenuatis acuminatis, praecipue versus basin pilis patulis pubescentibus, pinnatis, rachi tenui puberula, pinnis patentibus decurrentibus, remotis, circa 25 utroque costae latere, linearibus, 1 mill. latis, anguloso-crenatis, soris uniseriatis, rotundis, ultra marginem prominentibus.

Textura tenuiter herbacea, colore obscure viridi.

Hab. H. 3299. 3138.

49. *Polypodium Burbidgei* Baker Journ. Bot. 1879. 42.

Hab. H. 3338.

La ressemblance de cette espèce avec Prosaptia alata a été déjà relevée par Baker. C'est en effet un Pros. alata soris medialibus Polypodii.

50. *Polypodium Cesatianum* Baker Journ. Bot. 1879. 24.

Hab. H. 3312.

51. *Polypodium papillosum* Bl. Fil. Jav. 191. Tab. 88.

Hab. E. N. I. Boekit Brapan 1377. H. 1824.

52. *Polypodium setosum* Blume Fil. Jav. 116. Tab. 48. 3 Grammitis.

Hab. H. 546.

53. *Polypodium subauriculatum* Blume fil. Jav. Tab. 83.

Hab. H. 2107.

54. *Polypodium verrucosum* Wall. Cat. 296.

Hab. H. 1117.

55. *Polypodium accedens* Blume Enum. pl. Jav. 121.

Hab. H. 3330.

Echantillons très-grands: feuilles de 12 cent., dont la partie sorifère contractée 9 cent.

56. *Polypodium platyphyllum* Sw. syn. fil. P. crassinervium Blume Fil. Jav. 145. Tab. 61.
Hab. E. N. I. Boekit Moang 1004.

57. *Polypodium leucophorum* Bak. Journ. Linn. Soc. 22. 229.
Hab. H. 3341. Teuscher Hort. Bogor. N. 525 bis.
La combinaison d'écailles calcaires sur la surface avec une villosité générale est très-remarquable et ne se retrouve que dans P. Weinlandii Christ de la Nouvelle Guinée.

58. *Polypodium punctatum* (L.) P. ireoides Lamarck.
Hab. H. 1104.

59. *Polypodium longifolium* Mett. Polyp. 87.
Hab. H. 1671.

60. *Polypodium musaefolium* Blume Fil. Jav. 1 Fl. Tab. 79.
Hab. E. N. I. Soengei Tepoetsy 898.

61. *Polypodium soridens* Hook. Sp. V, 61. Tab. 283 B.
Hab. H. 1704.
Les sores marginaux très proéminents sont souvent réfléchis vers la face supérieure de la feuille à l'instar des Lecanopteris; aussi l'élargissement du bord au delà du sore en capuchon (pseudo-indusium) rappelle ce genre. Mais la plante n'est pas myrmecophile, son rhizôme est mince, rampant, couvert d'écailles subulées. Son affinité est du côté de P. stenophyllum Bl. etc.

62. *Polypodium (Phymatodes) Treubii* n. sp.
Port d'une miniature de P. heterocarpum (Bl.) Mett., affinité de P. oodes Kunze, mais plus grand, dimorphe, fronde plus étroite, sores toujours dans une seule rangée, allongés comme dans P. heterocarpum Blume Enum. Pl. Jav. 118 Grammitis et profondément encaissés dans une fosse proéminente en papille du côté supérieur.

Rhizomate cordiformi tenui longe repente pilis rigidis 2 mill. longis patentibus rufis tecto, foliis solitariis, stipite tenui sed rigido 5 ad 9 cent. longo (folii sterilis stipite breviori) nudo

uti tota planta; foliis subdimorphis sterilibus 5 ad 7 cent. longis $1^1/_2$ cent. latis lanceolato-ovatis basi cuneatis apice subacutis integerrimis, foliis fertilibus usque ad 11 cent. longis anguste lanceolatis 1 cent. latis acuminatis. Costa tenui prominente, nervis occultis obliquis distantibus, areolis intermediis nervulos liberos includentibus. Soris numerosis circa 20 utroque latere, medialibus uniseriatis obliquis, fossis oblongis 2 ad $2^1/_2$ mill. longis impositis ovatis, brunneis, parvis, pagina superiore papillam aut verrucam prominentem formantibus.

Colore plantae siccae ochraceo, faciebus glabris lucentibus, textura coriacea.

Hab. H. 3438. Epiphyticum 3321. 3318.

63. *Polypodium curtidens* n. spec.

Groupe de P. normale Don. mais coriace, plus étroit, et distinctement quoique brièvement denté vers la pointe.

Rhizomate breviter repente squamis brevibus subulatis rigidis brunneis parce vestito, foliis numerosis coespitoso-fasciculatis in stipitem brevem tenuem rufum sensim decurrentibus nudis, 20 cent. longis anguste lanceolatis acutis $1^1/_2$ cent. latis margine undulatis sed versus apicem dentatis, dentibus decumbentibus valde brevibus, costa tenui straminea prominente, nervis occultis areolatis, areolis erecto-obliquis oblongis 2 aut 3 seriatis nervulos liberos includentibus, soris numerosis parvis brunneis confertis irregulariter 3 aut 4 seriatis immersis. Textura coriacea, colore brunneo-viridi.

Hab. H. 2644.

64. *Polypodium stenopteris* Baker Journ. Bot. 1879. 43.

Hab. H. 3400. Epiphyte.

Espèce des plus originales par son tissu lisse, durement coriace, et les sores qui occupent la moitié supérieure de la fronde allongée en chapelet.

65. *Polypodium Griffithianum* Hook. Icon. Plant. Tab. 951. var. *Borneense* n. var.

Differt a type Indiae et Chinae statura majore, folio longiore,

sorisque à costa remotis nec costae adpressis minoribus et numerosioribus. Caeterum cum planta Indica ad amussim conveniens.

Hab. H. 684. 3286.

La présence de cette espèce subalpine de la grande chaîne Indienne (Naga Hills l. Prain. Sikkim l. Jerdon. Khasia l. Godwin Austen) et de la Chine (Yunnan Tali 2200 m., Delavay 1152. Mengtze 6000, Henry 10272) dans l'Ile de Bornéo à une hauteur bien inférieure est des plus remarquables. C'est un des rares types continentaux et sudalpins qui y a pénétré. L'espèce manque d'ailleurs à l'Archipel.

66. *Polypodium sinuosum* Wall. Cat. 2231.

Hab. H. 2316.

Identique avec la plante assez repandue à travers l'Archipel, sauf que le rhizôme est très-noueux à internodes très courts.

67. *Polypodium incurvatum* Blume Fil. Jav. 151. Tab. 65.

Hab. H. 705. Westborneo Boekit Raya boven 1900 m. A. Molengraaff 3481.

Une forme à feuilles richement pinnatifides, jusqu'à 7 pinnae de chaque côté H. 1700.

68. *Polypodium nigrescens* Blume Fil.. Jav. 101. Tab. 70.

Hab. E. N. I. Soengei Dengey 780. H. 2912.

69. *Polypodium angustatum* Blume Fil. Jav. 148. Tab. 66 non Swartz.

Diffère (suffisamment?) de P. palmatum Blume, avec le quel Hooker l'a réuni: pinnis (supremis exceptis) haud adnatis nec decurrentibus, sed basi solutis, cuneato-attenuatis, imo petiolulatis.

Hab. H. 665.

70. *Polypodium palmatum* Blume Fil. Jav. 150. Tab. 64.

Hab. H. 31.

71. *Polypodium phymatodes* L. mantiss. 360.

var. *simplicius* n. v.

Frondes petites, simples, ovales-allongés à base souvent inégale, ou à un lobe peu développé. Les sores couvrent abondamment toute la face de la fronde. Cette forme petite et fertile semble être assez répandue en Malésie.

Hab. H. 368. Singapore l. Ridley.

72. *Polypodium albido-squamatum* Blume Fil. Jav. 137.

Hab. E. N. I. Soengei Dengey 800. Tab. 57.

73. *Polypodium (Phymatodes) subaquatile* n. sp.

Espèce voisine de P. albido-squamatum Blume, mais différent de cette esp. par une rachis plus longue, des pinnae plus nombreuses, plus longues, linéaires, un tissu flasque et des nervures plus irregulières. J'ai employé le nom à cause de la ressemblance du port avec celui d'Asplenium subaquatile Cesati.

Rhizomate repente pennae auserinae crassitie, dense squamis subulatis rufis ½ cent. longis tecto. Stipite 34 cent. longo tereti nitido griseo-fusco, fronde 65 cent. longa 20 cent. lata, pinnis ca. 13 utroque racheos latere, remotis erectis e basi cuneata anguste lineari-lanceolatis caudato-acuminatis, pinna terminali 25 cent. longa, reliquis usque ad 20 cent. longis 6 ad 7 mill. latis margine undulatis, textura flaccide herbacea, faciebus pallidis glauco-viridibus opacis. Nervis occultis irregularibus, lateralibus vix distinguendis, curvato-flexuosis, areolas varias oblongas raros nervulos liberos clavatos includentes formantibus. Soris uniseriatis 10 ad 12 utroque costae latere 1½ mill. latis rotundis medialibus brunneis non impressis. Facie superiore squamulis calcareis minutis submarginalibus, rarius medialibus sparsa, planta aliter glabra.

Hab. Tadjoek E. N. I. 214.

Le port de la plante dévoile une excessive humidité de la station.

DIPTERIS Reinw.

74. *Dipteris Nieuwenhuisii* n. sp.

Espèce naine, se plaçant non à côté de D. conjugata comme

on devrait s'y attendre à cause de la fréquence de cette espèce à Borneo, mais de D. Wallichii à cause de ses lobes entiers et non dentés. La fronde est la plus simple expression du type Dipteris: dichotome à lobe intérieur bifurqué, et à lobe extérieur tantôt bifurqué tantôt simple. Les sinus entre les lobes sont très-ouverts.

Rhizomate repente pennae anserinae crassitie atrobrunneo squamis rigidis setiformibus nigro-castaneis basi lignosis adpressis tecto, stipitibus remotis 30 ad 30 cent. longis teretibus 2 mill. diametro, rigidis, rufis, uti tota planta nudis. Lamina 14 cent. longa 22 cent. lata flabellato-bipartita, partibus dichotomis basi cuneatis, lobo interiore furcato exteriore furcato sive simplici, lobis $2^1/_2$ cent. latis patentibus margine integris caudato-acuminatis, bicostatis. Costis prominentibus, nervis lateralibus horizontalibus $^1/_2$ cent. distantibus costularibus parce flexuosis costas jungentibus, areas quadratas formantibus, areis areolas minutas numerosas confertas includentibus. Textura coriacea rigida, soris punctiformibus irregulariter sparsis. Colore statu sicco dilute castaneo.

D. Wallichii diffère par des dimensions quadruples, par les moitiés de la fronde à 6 ou 5 lobes dont plus de la moitié sont bifurqués, par des sinus très-étroits presque fermés, et une ligne intercostale en zigzag qui traverse les nervures latérales en produisant 2 rangées assez irregulières de losanges le long des costae.

Hab. E. N. A. Batoe Lessoeng 28 Jav. 1899.

75. *Dipteris conjugata* Reinwardt Regensb. Bot. Zeit. 1825. Syllog. 2. 3. Polypodium Horsfieldii Br. in Wall. Cat. 286.

Hab. Tip Boekit Raye 2000 m. l. A. Molengraaff 3478. H. 656. 574. 1705.

76. *Dipteris Lobbiana* (Hook. Kew Gard. Misc. 5. 309. Tab. 11 Polypodium. Hook. Spec. V, 108 non IV. 226). Moore Ind. 341. Polypodium furcatum Bak. Synops. Ed. II, 362.

Hab. E. N. I. Soengei Mogue 601. H. 438. 2301.

77. var. *Ridleyi* Christ in Seward et Dale Struct. Dipteris in Philosoph. Transact. Royal Soc. 194. 491.

Planta nana, stipite 20—30 cent. longo tenui, lamina 10 ad 15 cent. longa, laciniis 3 ad 4 mill. latis, soris uniseriatis punctiformibus.

Hab. E. N. A. Boekit Tjihan 313. Découvert aux Iles Carimon près Singapore l. Ridley (1891) 2418.

CHEIROPLEURIA Prsl.

78. *Cheiropleuria bicuspis* Blume fil. Jav. 125. Polypodium.

Forme à fronde bi- et quadripartite.

Hab. H. 592.

Forme à fronde simple.

Hab. E. N. A. Batoe Lessoeng 486.

DRYNARIA Bory.

79. *Drynaria rigidula* Swartz ex Kuhn. Verh. Zool. bot. Ges. Wien 1869. 579. Polypodium. Polypodium Gaudichaudii Bory ex Blume. Fil. Jav. Tab. 67. Polypodium diversifolium R. Br. Prodr. 3.

Hab. H. 687.

NIPHOBOLUS Klfs.

80. *Niphobolus Beddomeanus* Giesenh. Niph. 101.

Hab. E. N. I. Boekit Brapan 1369.

Identique avec la plante de l'Assam l. Clarke et déterminé par Giesenhagen.

81. *Niphobolus Christii* Giesenh. Niph. 141.

Hab. E. N. I. Seliboelan Tepoetsy 861.

Le même de Sarawak l. Dr. Hose 1894 comme Polypodium Lingua var.

82. *Niphobolus adnascens* (Sw. Synops. 25. 228) Klfs. Enum. fil. 124.

Hab. H. 1933.

LECANOPTERIS Blume.

83. *Lecanopteris Nieuwenhuisii* n. sp.

Diffère des espèces connues et principalement de L. deparioides (Cesati Felci Born. Beccari in Atti Acad. Scienze Fisic. Matem. VII, S. 13. Davallia Tab. IV, Cyathea) Bak. Journ. Bot. 1881. 366, par une fronde étroite très-brièvement stipitée et attenuée vers la base, une rachis ailée, des pinnae courtes, larges et très-serrées, et des sores plus gros, globuleux, non allongés.

Rhizomate glabro ventricoso crasso ochraceo, stipite 4 ad 6 cent. longo solido cylindrico cum rachi glabro et stramineo-fulvo, rachi solida 2 mill. lata usque ad basin alata, ala 2 mill. lata, fronde lineari-lanceolata 40 cent. longa $5^1/_2$ cent. lata acuminata versus basin attenuata i. e. pinnis inferioribus reductis rotundatis auriculiformibus, pinnis utroque latere ca. 25 infra apicem lobatum, sinu obtuso-rotundato separatis late adnatis ovatis obtusis 3 cent. longis 2 cent. latis, infimis sterilibus integris reliqius soriferis utrinque sinuato-lobatis. Textura carnosa, colore sicce atrofusco, facie glabra, nervis occultis, lateralibus sinuosis paucis alternis non ad marginem productis, areolis magnis, nervulos quaternos clavatos includentibus, Soris in lobis apicalibus solitariis magnis circa 5 utroque pinnae latere, ochraceis 2 mill. latis, faciem superiorem frondis spectantibus, indusio lobi margine reflexo et extenso formato, brunneo coriaceo semigloboso mamilliformi i. e. apice excavato.

Le rhizôme quoiqu'à peine représenté dans la collection Nieuwenhuis, paraît semblable à celui des autres espèces et est sans doute myrmecophyle.

Hab. E. N. A. Batoe Lessoeng 28 Janv. 1899. 496.

PROSAPTIA Prsl.

84. *Prosaptia contigua* (Sw. Synops. 130 Davallia) Presl.
Hab. E. N. A. Poekit Mili 13. H. 1706.

85. *Prosaptia alata* Blume. Enum. Pl. Jav. 230 Davallia. Davallia Emersoni Hook. Grev. Ic. fil. 105.

Hab. E. N. I. Soengei Doengei 801. E. N. A. Boekit Tjihan 298. H. 3331. 410 3245. Singhadjang l. Teysmann 8591.

SELLIGUEA Bory.

86. *Selliguea Féei* Bory Dict. Class. Hist. Nat. 6. 344.
var. *Hosei* n. var.
Hose Catal. 77.
Differt foliis fertilibus sterilibusque aequilatis.
Hab. H. 3319. 3320. 2463.

HYMENOLEPIS Klfs.

87. *Hymenolepis callaefolia* n. sp.
Differt ab H. spicata (L.) et affinibus statura duplo majore, nervis occultis, spica crassa valde elongata. Frondes steriles mirum in modum Elaphoglosso callaefolio (Bl.) aequiparanda sunt.
Stipite 7 cent. longo sulcato rufo pinnae corvinae crassitie, lamina 40 ad 60 cent. longa 5 ad $5^1/_2$ cent. lata lanceolato elongata, acuminata, basi decurrente, parte contracta sorifera sensim in laminam transeunte 25 cent. longa 3 mill. crassa vermiformi margine involuta; textura coriacea, colore statu sicco brunneo-viridi, faciebus glabris opacis, costa prominente, nervis tenuissimis obliquis flexuosis, areas latas, areolas minores nervulosque liberos clavatos includentes formantibus inconspicuis.
Peut-être identique avec H. spicata var. latifrons Bedd. Supplem. Ferns Brit. Ind. 104 de Perak?
Hab. H. 632.

TAENITIS Sw.

88. *Taenitis blechnoides* Sw. Syn. 24. 220.
Typus: pinnis $1^1/_2$ cent. latis, elongato-lanceolatis.
Hab. E. N. I. Soengei Bloe-oe 96. 97. 468. Oeloe Bloe-oe 274. H. 43. 1934. 388.

89. var. *latior* n. v.
Pinnis paucis (3) ovatis usque ad $4^1/_2$ cent. latis.
Hab. E. N. I. Bloe-oe 96. 97. 702. Soengei Broenie 1069.

90. *Taenitis stenophylla* n. sp. sive subspec.

Plante plus grêle, tissu plus tendre, herbacé, pinnae plus nombreuses: 8, longues de 12 cent. larges d'un cent., linéaires-lanceolées, costa très-étroite: de $^2/_3$ mill., nervures très-délicates, non saillantes, 2 ou 3 fois anastomosées entre la costa et le bord, sores presque marginaux, non intermédiaires entre côte et bord, très-étroits, $^1/_2$ à 1 mill., à peine encaissés.

Port de Pteris longifolia L.

Hab. H. 41. 1447. 2006.

DRYMOGLOSSUM Prsl.

91. *Drymoglossum rigidum* Hook. I. Cent. ferns 96.

Hab. l. Teuscher Herb. Bogor. 525. H. 2942.

VITTARIA Sm.

92. *Vittaria longicoma* n. sp.

Une des espèces les plus longues et en même temps les plus étroites.

Rhizomate repente, radicoso, pilis setiformibus patentibus nigris $^1/_2$ cent. longis tecto, foliis nudis sed basi coma pilorum circumdatis, numerosis, sensim ad basim attenuatis, acuminatis, 70 cent longis et ultra, 1 mill. ad 1,3 mill. latis filiformibus, costa prominente, fere carinatis, nervis occultis valde obliquis, soro angustissimo ab apice fere ad basim folii inter duobus labiis elevatis secus marginem continuo. Textura sicce straminea, colore ochraceo-viridi.

Hab. H. 405. 721.

93. *Vittaria angustifolia* Blume Enum. Pl. Jav. 199.

Hab. E. N. A. Boekit Mili 101.

94. *Vittaria elongata* Sw. Synops. 199. 302.

Hab. H. 1540. 1981.

95. *Vittaria debilis* Kuhn Linn. 36. 67.

Hab. H. 2387. 3172.

ANTROPHYUM Klfs.

96. *Antrophyum callaefolium* Blume Fil. Jav. 83. Tab. 35.
Hab. H. 119. 1000. 1247. 3340.

97. *Antrophyum subfalcatum* Brackenr. fil. U. St. Expl. Enped. 1854. 65.
Hab. H. 1224.

MONOGRAMME Schk.

98. *Monogramme trichoides* Kze Bot. Zeit. 4. 460.
Hab. H. 1872.

ACROSTICHUM L.

99. *Acrostichum aureum* L. Spec. 1525.
Hab. H. 274.

PTERIDIUM Kuhn.

100. *Pteridium aquilinum* (L. Spec. 1533. Pteris) Kuhn Pteris. var. *esculentum* Forster.
Hab. E. N. I. Tepah 1687. H. 724.

PTERIS L.

101. *Pteris patens* Hook. Sp. II. 177.
Hab. E. N. I. Soengei Pary 557. 559.

102. *Pteris Grevilleana* Wall Cat. 2680. Bedd. Handl. 112. Un bon caractère pour distinguer cette espèce des formes peu partagées et digitées de P. quadriaurita Retz.. se sont les nervures latérales cachées dans le tissu, qui sont toujours très-manifestes et proéminentes dans les formes de P. quadriaurita.
Hab. E. N. I. Soengei Pari 591. Boekit Katti 300.

103. *Pteris asperula* J. Sm. Enum. Philipp. N. 115 in Hook. Journ. Bot. III, 392.
Hab. E. N. I. Soengei Pary 554.

104. *Pteris furcans* Bak. Journ. Bot. 1888. 324.
Hab. E. N. I. Bloe-oe 718. E. N. A. Oeloe Tjihan 322.

CHEILANTHES Sw.

105. *Cheilanthes tenuifolia* Sw. Syn. 129. 332.
Hab. H. 723.

ADIANTUM L.

106. *Adiantum diaphanum* Blume Enum. Pl. Jav. 215.
Hab. H. 3254.

HEMIONITIS L.

107. *Hemionitis Zollingeri* Sulp. Kurz Soc. Bengal. Journ. Asiat. 129. 332.
Hab. E. N. I. Seliboelan Tepoetsy 959. H. 1822.
Java et Celebes (P. et F. Sarasin).

GYMNOGRAMME Desv.

108. *Gymnogramme cartilagidens* Bak. Synops. fil. Ed. II, 386.
Hab. E. N. I. Seliboelan Tepoetsy 960.
Dr. Hose in Catalog. 76 suppose l'identité de cette espèce avec la suivante, mais le G. cartilagidens a outre son bord denté, les feuilles en rosette ce qui n'est pas le cas pour G. Lobbiana.

109. *Gymnogramme Lobbiana* Hook. Sp. V, 153.
Hab. E. N. I. s. i. l. 67. E. N. A. Boekit Tjihan 303.

LINDSAYA Dry.

110. *Lindsaya longissima* n. sp.
Affinité de L. lobata Sw. mais à dimensions triples et d'un port obsolument original.
Stipite castaneo, tenui, sed rigido, subnitente, uti tota planta glabro, 40 cent. longo, fronde 80 cent. et ultra longa, apice longissimo 40 cent. longo, infra apicem 5 aut 6 pinnis remo-

tissimis eleganter arcuato-nutantibus sessilibus alternis 60 cent. longis 2 aut $2^1/_2$ cent. latis acuminatis instructa, apice pinnisque pectinato-pinnatis, pinnulis sessilibus numerosissimis usque ad 100 utroque costae latere, confertis recte patentibus herbaceis opacis obscure virentibus rhombeis 12 mill. longis $^1/_2$ cent. latis obtusissimis dimidiatis, postice cuneatis repandis, antice auriculato-curvatis grosse et haud profunde lobatis, lobis obtusis crenatis, nervis haud conspicuis in lobis furcatis, rarius anastomosantibus, soris raris marginalibus in apice loborum externorum positis, 2 ad 3 pro pinnula, $1^1/_2$ mill. longis $^1/_2$ mill. latis, indusio lanceolato griseo.

Hab. E. N. I. Leliboelan Tepoetsy 958.

111. *Lindsaya impressa* n. sp.

Rhizomate pennae gallinaceae crassitie repente brunneo, squamalis subulatis brunneis vestito, stipitibus approximatis 5 ad 20 cent. longis castaneis rigidis glabris uti tota planta, fronde nunc pinnata nunc bipinnata 20 ad 40 cent. longa, pinnis paucis 3 ad 5 sessilibus erecto-patentibus 15 cent. longis 3 cent. latis acuminatis, pinnulis pectinato-imbricatis patentibus dimidiatis dimorphis: sterilibus $1^1/_2$ cent. longis 6 mill. latis sessilibus antice subauriculatis ovato-oblongis in apicem obtusum attenuatis sublobato-denticulatis; fertilibus minoribus acute trigonis, soris intramarginalibus angustis lineam fere continuam secus marginem anteriorem formantibus, indusio lineari angustissimo. Textura subcoriacea valde fragili, facie obscure virente, nervis nigris profunde impressis manifestissimis in lobis furcatis raro anastomosantibus.

Hab. H. 3137.

112. *Lindsaya lobata* Voir Hook. Synops. Ed. II, 111.

Hab. H. 664.

113. *Lindsaya davallioides* Blume Enum. Pl. Jav. 218.

Hab. E. N. A. Boekit Tjihan 309. E. N. I. Soengei Mogue 639. Soengei Pari 568. H. 421. 2623. 3243. 3283.

114. *Lindsaya concinna* J. Smith Hook. Journ. Bot. 3. 415.
Hab. H. 590.

115. *Lindsaya cultrata* Sw. Synops. 119.
Hab. E. N. A. Oeloe Bloe-oe 283. H. 417. 591.

116. *Lindsaya repens* Bory voy. II, 323. Sw. Syn. 138 Dicksonia. Hook. synops. Ed. II, 93 Davallia.

Forma hemiptera Bory in Belanger voy. Bot. 75 Tab. 7. 2. Davallia.

Feuilles aquatiques bipennées unilatéralement, c. a. d. pinnis antice nec postice bipinnatis.

Hab. H. 423. 662.

117. *Lindsaya Lancea* L. Spec. 1557 Adiantum. L. trapeziformis Dry. Linn. Transact. 3. 42.

Hab. E. N. I. Soengei Bloe-oe 475. Soengei Pary 594. Soengei Tepoetsy 896. H. 633. 2007. 2705.

Forma scandens foliis solitariis simpliciter pinnatis, rhizomate scandente.

Hab. H. 536.

118. *Lindsaya Borneensis* Hook. Synops. Ed. II, 107.
Hab. H. 1932. 2947.

119. *Lindsaya gomphophylla* Bak. Summary 24.
Hab. H. 244.

120. *Lindsaya divergens* Wall. Cat. 2191.

Forma pinnis auriculata-trigonis et forma pinnis rhombeo-parallelis (vid. Hose Catal. 48).

Hab. H. 2365.

121. *Lindsaya tenuifolia* Sw. synops. 133. 350 Davallia.
Hab. H. 3244.

122. *Lindsaya ensifolia* Sw. synops. 118.

Forme à pinnae étroitement lineaires; un échant. bipenné, c. a. d. à pinnae basilaires bipartites.

Hab. H. 3244.

NEPHROLEPIS Schott.

123. *Nephrolepis cordifolia* (L. Sp. 1549 Polypod.) Presl.
Hab. E. N. I. Soengei Pary 1138. Boekit Liang Karing 1196.

124. *Nephrolepis davallioides* Kunze bot. Zeit. 4. 460.
Hab. H. 1872.
Plante de Java et de Celebes (P. et F. Sarasin) maintenant acquise aussi pour Borneo.

OLEANDRA Cavan.

125. *Oleandra neriiformis* Cavan. Prael. 1801. 623.
Hab. H. 418. 1699. 3297.

126. var. *musaefolia* Kunze Metten. Fil. Ind. 240 Oleandra.
Une feuille à bords lobés.
Hab. E. N. I. Seliboelan Tepoetsy 953.

WIBELIA Bernh.

127. *Wibelia pinnata* (Cavan. praelect. 1801. Davallia) Bernh. ex Kuhn Chaetopterid. 26.
Hab. H. 2371.

128. *Wibelia gracilis* Blume Enum. Pl. Jav. 233 Davallia.
Sousespèce de la précédente espèce.
Hab. H. 437.

129. *Wibelia oligophlebia* Baker Journ. bot. 1886. 323 Davallia.
Cette petite espèce que j'ai aussi de son inventeur Dr. Hose de Saravak a des stipes fasciculés et appartient tout à fait au groupe de W. pinnata comme forme naine.
Hab. H. 3213.

MICROLEPIA Prsl.

130. *Microlepia ciliata* Hook. Spec. I, 184 Davallia.
Hab. H. 2774.

DAVALLIA Sm.

131. *Davallia heterophylla* Sm. act. Taur. 5. 415.
Hab. E. N. I. Seliboelan Tepoetsy 918.

132. *Davallia pedata* Sm. act. Taur. 5. 414.
Hab. H. 541. 661. 1722.

133. *Davallia alpina* Blume Enum. Pl. Jav. 231.
Hab. H. 413. 3317. 2763.

134. *Davallia angustata* Wall. Cat. 242.
Hab. H. 703.

135. *Davallia solida* Sw. Synops. 132. 345.
Hab. E. N. I. 1703.

136. *Davallia hymenophylloides* (Blume Enum. Pl. Jav. 172 Aspidium). Kuhn Annal. Lugd. Batav. 4. 286.
Hab. H. 1726.
Je suis surpris que cette plante si répandue dans la region Malaise n'a pas encore été indiquée pour Bornéo. Je l'ai de Pulau Penang l. Ridley, Malay Penins. l. Norris. Perak l. Ridley. Java l. Lefebre. Mindanao l. Warburg. Himalaya c. Betche. Ceylon l. Wall.

SACCOLOMA Klfs.

137. *Saccaloma sorbifolium* (Sm. in Rees Cycl. v. 7. Dicksonia) Christ Farnkr. d. Erde 309.
Hab. E. N. I. Seliboelan Tepoetsy. 863. Soengei Pary 1407.

CYATHEA Sm.

138. *Cyathea leucotricha* n. sp.
Espèce du port d'Alsophila contaminans Wall. mais plus coriace, non glauque en dessous, munie de longs poils raides et blanchâtres le long des costae, et à sore globuleux entouré d'un indusie mince mais entièrement fermé et persistant.

Fronde ampla tripinnatifida, rachi nitida glabra brunneo-rufescente, pinnis sessilibus aut subsessilibus confertis ad 50 cent. longis 18 cent. latis oblongis acuminatis basi subattenuatis ca. 30 utroque latere infra apicem pinnatifidum, pinnulis 9 cent. longis 18 mill. latis sessilibus acuminatis usque ad costam incisis, segmentis pectinatis sinu nullo aut angusto acuto separatis, circa 23 utroque latere infra apicem pinnatifidum, 1 cent. longis $2^1/_2$ mill. latis, falcatis lineari-oblongis acutis integris sive versus apicem minutissime crenulatis, margine vix reflexis, textura coriacea, colore supra atroviridi, subtus dilute viridi nec glauco. Costis costulisque subtus pilis rigidis albis longis obsitis, fronde caeterum nuda, excepta costa pinnularum facie superiore pilis minutis adpressis aspera. Nervis circa 12 utroque costulae latere valde obliquis medio aut versus basin furcatis aut trifidis. Soris in furca positis medialibus 4 aut 5 utroque costulae latere, globosis 1 mill. latis indusio tenuiter membranaceo diaphano griseo inclusis receptaculo subgloboso nudo pallido, pilis circumdato.

Hab. H. 2302.

139. *Cyathea assimilis* Hook. Synops. Ed. II, 24.

Bien caractérisé par ses frondes très-composées, tendres, ses segments courts, très-manifestement dentés, ses nervures tantôt simples tantôt fourchues, ses sores fort petits, élevés, à indusie s'émiettant bientôt en morceaux irréguliers.

La plante de Sarawak l. Hose est plus coriace et peut-être différente.

Hab. H. 700.

140. *Cyathea Sarawakensis* Hook. Synops. Ed. II, 23.

Hab. E. N. I. Bloe-oe 734.

141. *Cyathea Brunonis* Wall. Cat. 179.

Hab. E. N. I. Soengei Broemi 1072. H. 3154.

ALSOPHILA R. Br.

142. *Alsophila Margarethae* C. Schroeter mss.

Notable parmi les A. malaises par sa villosité, ses segments courbés, larges, tronqués obtus, presqu'imbriqués, à bords entiers et ciliés. Port des espèces du groupe A. paleolata Mart. du Brésil, ou de Hemitelia multiflora Br. de la Guyane.

Rachi furfuraceo-villosa, pilis castaneis brevibus et squamis 1 cent. longis pallidis subulatis mixtis, brunneo-fulva, opaca, inermi. Fronde ampla bipinnata. Pinnis breviter petiolatis 40 cent. longis 15 cent. latis ovato-oblongis acuminatis, pinnulis sessilibus ca. 25 utroque latere infra apicem pinnatifidum, 7 cent. longis $1^2/_3$ cent. latis confertis, ultra $^2/_3$ laminae incisis, lobis pectinatis fere imbricatis (interstitio nullo) 4 mill. longis 3 mill. latis rhombeis fere rectangularibus apice truncato-obtusis margine integris subfalcatis, facie superiore glabratis, infra et margine pilis longis albidis sparsis, raris squamulis minimis interjectis, nervis prominulis 5 ad 8, superioribus furcatis, soris medialibus brunneis crassis vix 1 mill. diametro, non confluentibus, pilis mixtis, receptaculo parvo pallido elevato. Textura herbacea, colore dilute viridi.

Hab. E. N. I. Soengei Boe-oe 442.

143. *Alsophila cyclodonta* n. sp.

Espèce caractérisée par des segments écartés très-régulièrement crênelés à dents arrondies peu saillantes, décurrents et un peu auriculés à la base.

Amplissima, rachi nuda brunneo-viridi, nitida, pinnis 60 cent. longis 20 cent. latis petiolatis basi non attenuatis acuminatis, pinnulis sessilibus 10 cent. longis 23 mill. ad $2^1/_2$ cent. latis confertis, basi non attenuatis caudato-acuminatis, ca. 35 utroque latere infra apicem pinnatifidum, usque ad costam incisis, zegmentis liberis, spatio 2 ad 3 mill. lato separatis, basi posteriore decurrente, anteriore, saepe etiam posteriore subauriculatis falcatis linearibus 12 mill. latis $2^1/_2$ mill. latis obtusis, margine regulariter et grosse crenatis, lobis ca. 12 utroque latere, semirotundis 1 mill. latis. Textura coriacea, colore atroviridi subtus vix pallidiore nec glauco. Faciebus glabris sed costa superiore minutissime puberula, subtus costis costulisque strigoso-pubes-

centibus. Nervis circa 12 utroque costulae latere, basi furcatis obliquis tenuibus. Soris ca. 8 utroque latere, furcae impositis. magnis (ultra 1 mill. latis) brunneis sese tangentibus nec confluentibus exindusiatis. Sporangiis pilis brevibus mixtis, receptaculo planiusculo.

La pubescence des costae de la face supérieure est si fréquente dans des Cyatheacées d'ailleurs lisses, qu'on est porté à lui attribuer une fonction biologique, peut-être pour retenir l'humidité?

Hab. E. N. Soengei Bloe-oe 1105.

144. *Alsophila Burbidgei* Bak. Journ. Bot. 1879. 38. Hose Catal. ferns Borneo 36.

Très caractérisé par une crinière épaisse de longues écailles brun-ocré le long des rachis et des côtes.

Hab. H. 1708. 1855.

145. *Alsophila ramispina* Hook.

Les échantillons parfaitement semblables de Sarawak l. Hose montrent très-bien, au bas du stipe, les aphlébies bipinnatifides à segments linéaires courts, durcis et polis à pointe piquante qui signalent cette espèce.

Hab. Bt. Tjenduy l. Molengraaff 3480. H. 2465. 3401.

146. *Alsophila latebrosa* (Wall. Cat. 318 Polypodium) Hook. spec. I, 38.

Hab. Bt. Tjendeng l. A. Molengraaff 3479. H. 427. 1856. 2008. 2632.

GLEICHENIA Sm.

147. *Gleichenia Hallieri* n. sp.

Species axi principali non dichotomo sed continuo et pinnato, axibus lateralibus gemmiferis repetite dichotomo-flabellatis, segmentis vix infra pinnulas ultimas descendentibus, axibus intermediis segmentis plerumque carentibus.

Habitu, ob segmenta brevia lanceolata, ad G. vestitam Bl. accedens, sed indumento valde differente, pilis raris subulatis constituto.

Rachi valida pennae cygni crassitie, castanea, pilis subulatis paucis brunneis adspersa, subnitente, pinnis flabellatis repetite (ter) dichotomis, 20 cent. longis 30 cent. latis, internodiis 3 cent. longis. pinnulis ultimis 15 cent. longis lanceolato-linearibus 2 cent. latis acuminatis, segmentis in internodiis penultimis mox deficientibus abbreviatis, in pinnulis ultimis pectinatis nec imbricatis, lanceolato-linearibus 1 cent. longis 2 mill. latis obtusiusculis integris. costulis rufis elevatis fusco-viridibus, infra vix pallidioribus, textura tenuiter herbacea fragili. nervis inconspicuis basi furcatis. Tota fronde raris pilis adspersa, fere glabra. Soris deficientibus.

G. flagellaris Spreng. l. Hose Sarawak differt statura duplo majori, segmentis duplo et ultra longioribus linearibus usque ad secundam et tertiam bifurcationem descendentibus.

G. vestita Bl. l. Sarasin Celebes l. Java Raciborsky differt segmentis brevioribus dure coriaceis trigono-lanceolatis involutis indumento denti squamoso, segmentis magis descendentibus.

Hab. H. 507.

148. *Gleichenia Warburgii* Christ Warburg Monsuina Filic. 92. farnfl. v. Celebes in Annal. Buitenz. 15. 1. 75.

Hab. E. N. I. Soengei Bloe-oe 525.

Trouvé à Batjan par Warburg, retrouvé sur le sommet du Klabat à Celebes l. Sarasin.

LYGODIUM Sw.

149. *Lygodium circinatum* Sw. Syn. fil. 153.

Hab. E. N. A. Oeloe Bloe-oe.

SCHIZAE Sm.

150. *Schizaea dichotoma* Sw.

Hab. E. N. A. Batoe Lessoeng 474. J. Toengei Damai 1347. Toengei Bloe-oe 436. H. 1039. 2418.

151. *Schizaea digitata* Sw. Synops. 150. 380.

Hab. H. 737. 1040. 1353.

152. *Schizaea fistulosa* Labill. Nov. Holland. II, 103. Tab. 250. 3.
Hab. H. 2150.

C'est le type Austral, à frondes élancées, raides, et non le S. Malaccana Bak. plus petit, à frondes faibles et flexueuses; qui se trouve assez répandu dans l'Archipel Malais et qui est trouvé à Borneo aussi.

MARATTIA Sm.

153. *Marattia fraxinea* Sm. Plant. Icon. inedit. I, 1789. 48.
Hab. H. 3219.

Trouvé aussi à Celebes l. Sarasin.

ANGIOPTERIS Hffm.

154. *Angiopteris erecta* Hoffm. Schk. Krypt. Gew. T. 151.

Forme à nervilles recurrentes manifestes et à sores submarginaux très-serrés, cadrant assez bien avec la figure de De Vriese et Harting Maratt. Tab. 3. 10.

Hab. H. 699.

HELMINTHOSTACHIS Hook.

155. *Helminthostachys Zeylanica* (L. spec. 1519 Osmunda) Hook. et Bauer Gen. fil. Tab. 48. B.
Hab. E. N. I. Soengei Bloe-oe 1412.

EXPLICATION DE LA PLANCHE III.

J'ai fait figurer quatre espèces remarquables, grand. naturelle.

Fig. 1. Lecanopteris Nieuwenhuisii n. sp.

Fig. 2. Sagenia vitis (Racib.)

Fig. 3. Dipteris Nieuwenhuisii n. sp.

Fig. 4. Polypodium stenopteris Bak.

L'APOGAMIE DE L'ELATOSTEMA ACUMINATUM BRONGN.

PAR

M. TREUB.

(Planches IV—XI).

Lors d'un séjour à Tjibodas, je fus frappé par l'extrême rareté d'inflorescences mâles chez l'*Elatostema acuminatum*, Urticacée très fréquente dans notre forêt, où elle borde, notamment, les sentiers.

Sur des centaines de plantes à glomérules femelles je ne trouvai, en cherchant longtemps, que deux pieds portant en haut des fleurs mâles. Malgré cette disproportion fort prononcée, tous les capitules femelles examinés présentèrent des fruits.

Ces observations me firent penser à une anomalie dans la formation de l'embryon, supposition confirmée par des recherches dont le présent article consigne les résultats.

L'exposé qui va suivre présente des lacunes, aux points de vue cytologique et expérimental; je n'en disconviens pas.

Il se trouva impossible de conduire ici à Buitenzorg les expériences projetées, parce que les plantes ne résistent pas à notre climat; d'autre part, les occupations de ma charge empêchent un séjour prolongé dans la montagne. De même, le temps m'a fait absolument défaut pour faire et examiner de nouvelles séries de coupes, en vue de l'étude de détails cytologiques que les préparations dont je dispose ne montrent pas.

L'intérêt capital se rattachant à l'apogamie et à la parthéno-

genèse chez les plantes supérieures et le peu de cas connus jusqu'à ce jour, autorisent, je l'espère, la publication de cet exposé, malgré les lacunes qu'il présente.

Les capitules femelles de notre *Elatostema* constituent de petites boules assez régulières, dans lesquelles les fleurs sont serrées l'une contre l'autre. Sans entrer dans la morphologie de ces inflorescences, il suffit de dire ici que le plus souvent le même capitule contient tous les stades de développement, depuis la toute jeune fleur jusqu'au fruit.

La fixation, l'enrobage et la section se font sur ces glomérules en entier.

La première de ces opérations a été faite à l'acide acétique, contenant du sublimé corrosif, suivi d'un long séjour dans l'alcool. Comme coloration j'ai appliqué le traitement successif par l'hématoxyline et par le brun de Bismarck.

Le périanthe ne se développant guère, les fleurs femelles sont en réalité nues. Chaque fleur prend naissance à l'aisselle d'une bractée, ou plutôt, la fleur et sa bractée sont portées sur un même pédicelle, „les bractées se soudant aux rameaux pour ne s'en séparer qu'à leur partie supérieure où elles se trouvent rapprochées de la fleur qui définit l'axe né de leur aisselle organique", comme le dit Weddell dans sa belle monographie [1]).

L'organe femelle se compose d'un seul carpelle, au centre duquel se trouve un ovule orthotrope unique, inséré à sa base.

Les figures de la Planche IV et les deux premières de la Pl. V donnent une idée générale du développement de l'ovaire. Il importe de s'en rendre compte pour bien comprendre ce qui va suivre, surtout en ce qui concerne la structure de la paroi ovarienne et les particularités de la région stylaire.

Sur les protubérances des fig. 1 et 2 de la Pl. IV qui représentent de très jeunes fleurs femelles, le carpelle (*c*) commence à se dessiner. De très bonne heure le nucelle (*n*) s'individualise,

1) H. A. Weddell, Monographie de la famille des Urticées. Paris 1856. Comp. les figures 7 Pl. IV et 1 Pl. V du présent mémoire.

en dedans du carpelle qui s'élève rapidement autour de lui (fig. 3—5). Les bords du carpelle ne tardent pas à se réunir. Leur soudure se fait rarement au milieu, mais le plus souvent sur un des flancs du jeune ovaire (s. fig. 6 et 7 et fig. 1, Pl. V). Cela explique pourquoi il n'y a pas la moindre trace d'un canal stylaire ni d'un tissu conducteur (fig. 2, Pl. V, fig. 1 et 2, Pl. VI et fig. 1—3, Pl. VII). Le style est surmonté d'un stigmate plumeux à développement précoce.

Le nucelle représenté dans la fig. 8, Pl. IV montre le tégument interne (tég. int.) qui commence à prendre naissance. Il est un peu plus avancé dans le cas de la fig. 7. Une fois formé ce tégument pousse vite (fig. 1, Pl. V), dépassant en peu de temps le nucelle (fig. 2, Pl. V) ses bords vont donner contre le haut de la cavité ovarienne, sans laisser entre eux un endostome (fig. 1, Pl. VI. fig. 1 et 2, Pl. VII). Quant au tégument externe, il ne pourrait même jamais prendre part à la formation d'un micropyle; il ne prend pas seulement naissance sur le tard, mais encore son développement est insignifiant. (tég. ext. fig. 2, Pl. V, fig. 1 et 2, Pl. VI et fig. 1 et 2, Pl. VII).

Dans de très jeunes ovaires déjà, la paroi se compose de quatre couches de cellules, indiquées par *a*, *b*, *c* et *d*, dans les figures des quatre premières planches. C'est la différenciation précoce d'une structure qui devient permanente (fig. 3, Pl. VIII).

Les éléments de la couche externe *a*, l'épiderme, vont se transformer en cellules si aplaties qu'on a parfois de la peine à les reconnaitre plus tard, bien qu'elles subsistent toujours (voy. les figures 1, 2, Pl. VI, 1—3, Pl. VII et 3, Pl. VIII).

Les cellules de la couche sous-épidermique (*b*) prennent, par contre de grandes dimensions; elles se remplissent d'une matière huileuse. On voit, toujours dans les mêmes figures, que les cellules de la troisième couche (*c*) se transforment en éléments à mâcles cristallins. Enfin, celles de la quatrième (*d*) se sclérifient à un stade relativement peu avancé, ce qui se voit dans la figure 3ª de la Pl. VII, où le sac embryonnaire ne contenait encore que quatre noyaux.

Il importait d'insister sur cette structure anatomique, pour

écarter toute idée de chalazogamie par des tubes polliniques traversant la paroi de l'ovaire.

L'archéspore occupe la position normale et se comporte de la façon ordinaire (fig. 7. 8, Pl. IV et les figures de la Pl. V). La calotte reste simple ou bien elle se subdivise une ou deux fois. La cellule-mère du sac embryonnaire donne deux, trois ou quatre cellules-filles (fig. 2—7, Pl. V).

Je ne puis rien dire sur une réduction de chromosomes. Si l'on tient compte de ce qui se passe ensuite dans le sac embryonnaire il est peu probable qu'elle ait lieu. Quoi qu'il en soit, il y a „formation de tétrades" [1]).

Comme ailleurs, le plus souvent la cellule-fille inférieure devient sac embryonnaire. Quelquefois il parait que c'est la cellule-fille supérieure (fig. 6 et 7, Pl. V). D'autres fois, plusieurs cellules-filles se développent, ce qui peut aller jusqu'à une équivalence bien prononcée (fig. 9 et 10 de la même planche). Je signale spécialement cette équivalence, parce que, dans des stades beaucoup plus avancés, il arrive que l'on trouve plus d'une macrospore ayant continué son développement.

Le noyau du sac embryonnaire reste assez longtemps indivis (fig. 1, Pl. VI). Les deux noyaux résultant de la première division se placent aux pôles du sac, où la seconde division a lieu (fig. 1 et 2, Pl. VII). Jusqu'au stade du sac embryonnaire à quatre noyaux tout suit la règle générale, mais à partir de là, la régularité cesse.

Avant de continuer l'exposé de l'évolution du sac embryonnaire, il est nécessaire de fixer l'attention sur ce qui se passe dans le sommet de l'ovaire.

---

1) Bien que ne niant pas la grande importance de la réduction des chromosomes — inutile de le dire — je suis d'avis qu'il faut parler de »formation de tétrades" dès que le sac embryonnaire a des cellules-sœurs (hormis la cellule-calotte, bien entendu). Des raisons morphologiques, mais surtout des considérations phylogéniques me paraissent imposer cela.

Voyez aussi ce que dit M. Juel à la sixième page de sa notice »Die Tetradentheilung in der Samenanlage von Taraxacum". Arkiv f. Botanik, Bd. 2, N°. 4, Stockholm, 1904.

Dans le cas représenté par la figure 2 de la Pl. VI une des cellules qui ferment en haut la cavité ovarienne présente une assez forte sclérification (*scl.* dans les figures). Dans celui de la première figure la cellule voisine commence à subir le même changement. Cette sclérification continue (fig. 1 et 2, Pl. VII) et finit par former tout un disque de sclérenchyme dans le plafond de la cavité ovarienne (fig. 2 et 3ª). Dans cette figure 2 on voit le sac embryonnaire renfermer quatre noyaux. Il en fut de même pour celui des figures 3. La figure 3ᵇ montre les deux noyaux supérieurs de ce sac et la figure 3ᶜ un des noyaux d'en bas (le second se trouva dans la section suivante).

Ainsi, avant même que le sac embryonnaire soit arrivé à un stade où il puisse être question de fécondation, la cavité ovarienne est rendue inaccessible, à la suite d'une forte sclérification.

Nous avons dit qu'à partir de la présence de quatre noyaux le sac embryonnaire cesse de suivre le développement normal. On réussit assez souvent à compter six noyaux, et parfois même huit, mais, pour ainsi dire toujours, sans distribution régulière. Dans les figures 3ª et 3ᵇ, Pl. VI, on voit quatre noyaux en haut dans le sac et deux en bas. Le cas de la figure 5 qui montre quatre noyaux dans la région antipodiale, est excessivement rare. De véritables antipodes ne se différencient presque jamais; dans le cas de la fig. 4, Pl. VI, il semblait y en avoir une. Enfin, la formation d'un appareil sexuel normal est tout aussi rare. A titre de grande exception, j'ai représenté dans les figures 6ª et 6ᵇ de la même planche deux coupes successives d'un sac, où il y avait un appareil sexuel à aspect normal. En revanche, ce sac ne contenait pas d'antipodes mais seulement deux noyaux vers le milieu; on en voit un dans la seconde de ces deux figures, l'autre se trouva dans la coupe suivante.

Tout ceci se rapporte aux sacs embryonnaires qui continuent leur développement.

A un moment donné la grande majorité des fleurs d'un capitule cesse de produire des embryons. On reconnait souvent de bonne heure ces fleurs qui avorteront, à leurs faibles dimensions et à la petitesse de leurs sacs embryonnaires. Or, c'est

chez elles que l'on rencontre assez souvent une distribution des noyaux dans les sacs se rapprochant le plus de l'état normal.

Dans les ovaires se transformant en fruits je n'ai pas vu une seule fois l'embryon prendre naissance d'une oosphère bien différenciée. Tout ce qu'on peut dire, à mon avis, c'est qu'un des noyaux du sac devient le point de départ de la formation d'un embryon.

D'accord avec cela, la position de l'embryon dans le sac est loin d'être fixe. Je ne crois pas m'écarter beaucoup de la réalité, en disant que dans la moitié des cas l'embryon n'occupe *pas* le sommet du sac. Il est vrai qu'alors il ne s'en éloigne généralement pas beaucoup (fig. 1 et 3, Pl. VIII, fig. 5 et 6, Pl. IX et fig. 2, Pl. XI). Les cas ne sont pas rares cependant, dans lesquels le point d'insertion de l'embryon n'est pas loin du milieu du sac (fig. 1, 2, 4, Pl. IX et fig. 1, Pl. XI). Dans cette dernière figure l'axe de l'embryon occupait un plan perpendiculaire à celui du dessin.

Deux fois j'ai trouvé un embryon inséré dans la région chalazienne. Le cas de la figure 2, Pl, VIII n'était pas bien net, mais celui de la figure 4, Pl. IX ne laissait rien à désirer comme netteté : il n'y avait qu'un seul embryon dans le sac et il occupait une place exactement opposée à l'endroit d'insertion normale.

Les figures 1, Pl. VIII et 2, Pl. XI donnent une idée de la structure du fruit en voie de développement. Dans la première de ces figures on reconnait de suite les quatre couches qui composent la paroi. Le tissu sclérifié est teinté en jaune; le manteau de cellules brunâtres composé de cellules un peu épaissies aussi, provient du tégument interne. Quant au contenu du sac embryonnaire, on voit que ni l'embryon -- à part l'insertion trop basse de celui-ci — ni l'endosperme ne présentent rien de particulier. On peut dire la même chose de la seconde de ces deux figures, représentant un stade plus avancé, où tout l'endosperme constitue déjà un réseau ininterrompu de cellules.

J'ai surtout ajouté ces deux figures pour qu'on puisse les comparer aux derniers cas, dont il s'agit maintenant et qui méritent une attention spéciale.

Il a été dit plus haut déjà que parfois plus d'une macrospore continue son développement. C'est de ce phénomène important que nous avons encore à nous occuper.

Dans la figure 3, Pl. XI on voit deux grandes macrospores. dont la supérieure renferme un assez grand embryon et un albumen bien développé, tandis que l'inférieure ne contient pas d'embryon et seulement des noyaux libres, distribués dans le protoplasma pariétal (il y en avait un assez grand nombre dans toutes les coupes successives ensemble).

Dans les deux cas de la Pl. X il y a encore deux macrospores, mais là c'est la supérieure qui ne contient ni embryon, ni albumen, tandis que l'inférieure renferme l'embryon et un endosperme qui suit l'évolution normale.

Dans la macrospore inférieure de la fig. 1 l'embryon est jeune et il n'y a pas encore de cellules endospermiques. Dans celle de la seconde figure on voit un embryon mi-adulte au milieu de l'albumen.

Il ne nous reste plus qu'un seul cas à décrire, le plus intéressant de tous. C'est celui de la figure 4. Pl. XI, où les deux macrospores superposées ont pris un essor complet. en tant que chacune d'elles renferme un embryon et un albumen normal. Dans la macrospore inférieure ce dernier est en voie de formation et l'embryon est encore petit. Dans la macrospore supérieure l'albumen constitue déjà un tissu continu; aussi l'embryon y-est-il considérablement plus avancé.

L'ensemble des faits décrits conduit à la conclusion que les embryons dans l'*Elatostema acuminatum* prennent naissance *sans* fécondation.

Une tentative d'en fournir la preuve expérimentale, en cultivant des pieds à inflorescences femelles à l'abri de pollen, a échoué, parce que l'*Elatostema acuminatum* ne supporte pas les conditions climatériques de Buitenzorg.

Toutefois, je me plais à croire que ce qui a été avancé suffit à prouver que la fécondation n'est pour rien dans l'embryo-

genèse de cette plante. Mais, ses embryons ne naissent-ils pas par bourgeonnement du nucelle? Voilà une question qu'on a le droit de faire. Je n'ai pas manqué de me la poser. Seulement, d'après ce que j'ai observé, tout porte à admettre que les embryons tirent leur origine du contenu du sac embryonnaire et non d'un bourgeonnement d'éléments nucellaires. D'ailleurs, à part le fameux cas du *Coelebogyne*, les „embryons" nés au dépens du nucelle, ne se produisent qu'à titre d'embryons adventifs, lorsqu'il se forme un embryon normal, issu d'une oosphère fécondée.

Ainsi, l'*Elatostema acuminatum* offre un nouvel exemple d'apogamie.

Récapitulons brièvement les arguments qui plaident en faveur de cette conclusion, en tenant compte du point de départ de ces recherches, savoir la très grande rareté, à un moment donné, d'inflorescences mâles, par rapport aux nombreux pieds fructifiants:

1. L'absence d'un canal stylaire;
2. La concrescence des bords du tégument interne et l'absence d'un micropyle qui en résulte;
3. La structure de l'ovaire qui s'oppose à la possibilité d'une chalazogamie;
4. La sclérification précoce d'un disque de cellules dans le haut de l'ovaire, empêchant l'accès de la cavité ovarienne;
5. L'absence d'un appareil sexuel normalement différencié;
6. Le manque de fixité dans l'endroit d'insertion de l'embryon;
7. Le fait que le sac embryonnaire fertile peut être surmonté par une grande macrospore stérile;
8. La présence de deux macrospores superposées, les deux fertiles.

Pour des raisons morphologiques et phylogéniques je préfère continuer à appliquer le terme de „parthénogenèse" à tous les cas, sans exception, où l'oosphère non fécondée se transforme en embryon. Nous pouvons distinguer alors, avec M. Winkler [1]),

1) H. Winkler, Ueb. Parthenog. b. *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey, Ber. D. Bot. Ges. 1904, XXII, p. 579.

entre „parthénogenèse générative" et „parthénogenèse somatique", suivant qu'il y a, oui ou non, réduction de chromosomes. On réserve alors le mot „apogamie" pour ces cas, où l'amphimixie fait défaut et dans lesquels l'embryon tire son origine d'un élément quelconque né dans le sac embryonnaire, à l'exception de l'oosphère [1]).

Si l'on applique cette terminologie, nos connaissances actuelles sur l'embryogenèse sans fécondation dans les Angiospermes, se rapportent à 9 genres, repartis de la façon suivante.

Le premier cas d'apogamie dans ce groupement a été décrit ici-même pour le genre *Balanophora* [2]).

Les remarquables travaux bien connus de M. JUEL et de M. MURBECK nous ont valu, peu après, la connaissance de la parthénogenèse dans les genres *Antennaria* et *Alchemilla* [3]).

Ensuite sont venus les articles de M. OVERTON sur le *Thalictrum purpurascens* [4]) et les communications de MM. RAUNKIAER et OSTENFELD, concernant les genres *Taraxacum* et *Hieracium* [5]).

Enfin, tout récemment M. WINKLER a publié sa notice citée sur la parthénogenèse chez le *Wikstroemia indica*. Un compte-rendu détaillé de ses intéressantes recherches paraitra sous peu dans ces Annales.

D'après un exposé qui a paru ici-même il y a trois ans, il est fort probable que le genre *Ficus* compte parmi ceux où il y a parthénogenèse, malgré le fait que des grains de pollen germent sur les stigmates [6]).

La présente publication fait connaitre un cas d'apogamie entièrement différent de ceux décrits pour les *Balanophora*.

---

1) M. STRASBURGER est d'un avis contraire. Voy. son récent mémoire: Die Apogamie der Eualchemillen, Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Vol. 41, Livr. 1, 1904.

2) Ann. Jard. Bot. Buitenz. Vol. XV, 1898 et J. P. LOTSY, *Balan. glob.* Vol. XVI, 1899.

3) Voy. aussi le mémoire cité de M. STRASBURGER.

4) Bot. Gaz. XXXIII, 1902 et Ber. D. Bot. Gesellsch. XXII, 1904, Heft 5.

5) Voy. Bot. Tidskr. Bd. 25, Copenhague, 1903 et C. N. OSTENFELD, Z. Kenntn. d. Apog. in der Gatt. *Hieracium*, Ber. D. Bot. Gesellsch. XXII, Heft 7, 1904; comp. aussi: H. JUEL, Die Tetradentheil. in der Samenanl. v. *Taraxacum*, Archiv f. Bot. Bd. 2, Stockholm 1904 et Sv. MURBECK, Parthenog. b. d. Gatt. *Taraxacum* u. *Hieracium*, Botanisk. Notis. Lund, 16 Dec. 1904.

6) Ann. Jard. Botan. Buitenzorg, Vol. XVIII.

D'ailleurs, il faut s'attendre à la découverte de peut-être beaucoup d'autres modifications encore [1]).

M. Augustin de Candolle vient de faire paraitre un aperçu critique sur la parthénogenèse chez les plantes [2]), qu'on fera bien de consulter, outre les travaux cités.

Buitenzorg, Juin 1905. Treub.

1) Il est à prévoir qu'on ne tardera pas à connaitre aussi d'autres cas de parthénogenèse chez les Angiospermes. Plusieurs indications déjà donnent lieu à ce pronostic. Parmi elles il faut citer notamment le travail de M. Bitter (Parthenog. und Variab. d. *Bryonia dioica*, Abh. Nat. Ver. Bremen, 1904, Bd. XVIII) sur le *Bryonia dioica*, plante chez laquelle la formation d'embryons sans fécondation n'est plus douteuse; il reste à savoir si ces embryons ne proviennent pas d'un bourgeonnement.

2) Arch. des Sc. Phys. et Natur., Mars 1905.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Les nombres, ajoutés entre parenthèses, indiquent les grossissements en diamètres.

PL. IV.

Fig. 1—5. Très jeunes fleurs femelles en sections longitudinales (600); *c* carpelle, *n* nucelle: quatre couches de la paroi de l'ovaire, *a*, *b*, *c*, *d*. voy. le texte.

Fig. 6 et 7. Coupes axiles de fleurs plus avancées (600): *s* soudure des bords du carpelle, *br.* bractée.

Fig. 8. Jeune nucelle (860): *tég. int.* commencement du tégument interne.

PL. V.

(toutes les figures 600)

Fig. 1 et 2. Fleurs femelles plus agées; *st.* stigmate, *tég. ext.* tégument externe, *br.* bractée.

Fig. 3—5 et 8—10. Coupes de nucelles.

Fig. 6 et 7. Cellule-mère de sac embryonnaire divisée.

PL. VI.

Fig. 1 et 2. Ovaires en coupes axiles (600): *st.* stigmate, *tég. ext.* tégument externe, *scl.* cellules sclérifiées.

Fig. 3ᵃ et 3ᵇ. Sac embryonnaire (600).

Fig. 4. Sac embryonnaire (860).

Fig. 5. Région antipodiale d'un sac embryonnaire (860).

Fig. 6ᵃ et 6ᵇ. Sac embryonnaire (860).

PL. VII.

(toutes les figures 600).

Fig. 1 et 2. Sections axiles d'ovaires; *tég. ext.* tégument externe, *scl.* cellules sclérifiées.

Fig. 3ᵃ. Sommet d'un ovaire en section axile.

Fig. 3ᵇ et 3ᶜ. Sac embryonnaire de l'ovaire de la figure précédente.

PL. VIII.

(toutes les figures 600).

Fig. 1 et 2. Sacs embryonnaires renfermant de jeunes embryons.

Fig. 3. Jeune fruit en section axile.

PL. IX.

Toutes les figures représentent des sacs embryonnaires renfermant de jeunes em-

bryons; les figures 1, 2, 3 et 5 sont grossies 600 fois, la figure 4, 560 fois et la figure 6, 420 fois.

PL. X.

Deux coupes axiles de jeunes fruits contenant deux sacs embryonnaires (420).

Pl. XI.

(toutes les figures 420).

Fig. 1. Nucelle et sac embryonnaire avec jeune embryon. en section axile.

Fig. 2. Partie centrale d'un jeune fruit en voie de formation.

Fig. 3 et 4. Deux sacs embryonnaires superposés, dans la dernière figure les deux fertiles.

SUR UNE MALADIE DES RACINES DE L'ERYTHRINA.

PAR

J. M. JANSE.

(Planches XII—XVII).

Il y a plusieurs années (en 1891), le bureau phytopathologique du Jardin Botanique de Buitenzorg (Java) fut averti que, dans une certaine partie de cette île, les *Erythrina* étaient atteints d'une maladie, qui parut être assez grave. Comme cet arbre (connu sous le nom collectif malais de „*dadap*", par lequel on désigne toutes les espèces de ce genre et leurs variétés) est cultivé presque partout dans les plantations de caféiers, pour servir „d'arbre à ombre", la maladie menaçait de devenir funeste aussi aux caféiers, quand ils allaient manquer d'ombre.

Cette communication officielle fut le point de départ d'une étude approfondie de la maladie en question. Dans ce but, je visitai, à différentes époques, un grand nombre de plantations de caféiers, situées sur différents points de l'île, afin de me rendre compte des caractères que présentent les arbres malades et de prendre des échantillons pour servir à l'étude anatomique. Les observations faites pendant ces voyages et les principaux résultats des recherches exécutées au laboratoire furent publiés, en langue hollandaise, dans deux rapports successifs [1]), destinés en premier lieu à renseigner les cultivateurs de caféiers sur

1) De Dadap-ziekte van Oost-Java: Teysmannia 1893; T. IV, pag. 415—447: et: De Dadap-ziekte van Java; 2e verslag, idem, 1894; T. V, pag 499—547 avec 1 Planche.

la maladie et son origine. Si j'en reparle ici, c'est parce que, en dehors de considérations de nature purement pratique, elle me paraît assez intéressante au point de vue pathologique et physiologique.

Malheureusement d'autres recherches et des voyages ont interrompu à différentes reprises cette étude, que je dus abandonner entièrement lors de mon retour définitif dans la patrie. Les recherches ne sont donc pas terminées et sur maints points j'aimerais bien à m'éclairer. Mais devant l'impossibilité de les poursuivre, je dois me borner à publier les résultats que j'ai pu obtenir.

I. CARACTÈRES EXTÉRIEURS DE L'ARBRE MALADE ET DISTRIBUTION DE LA MALADIE.

Les arbres malades offrent extérieurement des caractères anormaux bien caractéristiques, se retrouvant tant dans les racines que dans les branches et les feuilles.

A. Racines.

En examinant le système radical d'un arbre malade, on est frappé d'abord du fait qu'on y trouve seulement un nombre très restreint de jeunes radicelles, du moins dans les couches supérieures du sol. On en rencontre bien quelques-unes, mais beaucoup moins qu'on n'aurait le droit de s'y attendre, et encore sont-elles d'autant moins fréquentes que l'arbre est plus gravement atteint.

Les racines un peu plus épaisses, de 2 à 5 millimètres environ, sont aussi attaquées pour la plus grande partie; elles ont souvent l'air d'être tronquées; le tissu entier, même le centre lignifié, est amolli et la couche de liège, qui revêt l'écorce, ne renferme maintes fois autre chose qu'un tissu noirâtre et mou.

A côté de ces racines encore minces, on en rencontre d'autres, beaucoup plus épaisses qui, elles aussi, ont commencé à pourrir.

La maladie, tout en attaquant en premier lieu, et même spécialement, le corps ligneux des racines, n'en détruit cependant pas tous les éléments; elle s'y localise d'une manière absolument nette, et c'est là même son caractère le plus saillant, car les racines qui meurent par une autre cause se décomposent toujours entièrement et régulièrement. En renvoyant pour les détails microscopiques au chapitre suivant, il suffit de mentionner ici que le corps ligneux va montrer d'abord, mais seulement dans les endroits attaqués, des fissures longitudinales qui divisent le bois en portions plus ou moins nombreuses et irrégulières.

Quand la racine est malade en entier, le bois peut se présenter à la fin comme un pinceau à poils très grossiers; la figure 1 de la Planche XIII montre une telle racine. Quand la racine est attaquée localement, on ne trouve les fissures que dans la partie malade; ainsi, dans la figure 2 de la même Planche, le bois est intact, sauf le centre qui est entièrement changé en pinceau. Dans la figure 3, les fissures divisent une certaine partie du bois en sections très irrégulières. Les trois racines étaient mortes quand je les récoltai.

Parfois aussi la maladie est localisée d'une manière encore plus curieuse, quand il n'y a de tissu malade que dans une couche cylindrique, souvent assez mince, située entre le centre et le contour du bois. De ce cas j'ai vu deux exemples fort instructifs.

La première de ces racines est représentée sur la planche XIII, dans la figure 4 sur section transversale, dans la figure 5 coupée en long; la partie foncée du bois indique l'endroit infesté. Les éléments attaqués n'avaient pas encore pourri, de sorte que le tissu était tout uni, mais dans la seconde de ces racines le tissu malade était affaissé et déchiré; de cette manière, les deux parties du même morceau de bois étaient séparées par une fissure circulaire, de sorte qu'on pouvait déplacer le tronçon intérieur dans le tube entourant, comme le piston d'une pompe dans son cylindre.

B. Branches et Feuilles.

Quand, à un moment donné, une assez grande partie des radicelles d'un arbre quelconque meurt, il est évident que l'apport de l'eau aux organes transpiratoires devient défectueux: c'est ce qui se passe chez le „dadap" attaqué. Il est vrai que, surtout chez l'*Erythrina*, les radicelles mortes sont remplacées bien vite par d'autres, qui prennent naissance sur les racines épaisses, mais celles-là sont attaquées bientôt à leur tour, de sorte que le courant ascendant d'eau sera et restera incapable de compenser toute l'eau transpirée par les feuilles. Si toutes ces radicelles étaient attaquées en même temps, il est évident que les feuilles souffriraient subitement de sérieux dommages et que l'arbre succomberait sans doute bien vite. Mais, quand le nombre des organes absorbants ne diminue que peu à peu, l'arbre pourra traîner son existence pendant un temps assez long, à condition toutefois qu'il réussisse à rabaisser la transpiration des feuilles à un degré tel, qu'elle devienne à peu près égale à l'absorption dont les racines sont encore capables. C'est justement ce qu'on voit chez le „dadap" malade, car on observe qu'il réduit peu à peu la surface transpiratrice des feuilles pendant l'attaque (qui peut durer plusieurs années); cela est même vrai à tel point, qu'on peut juger de loin, d'après l'aspect des branches et des feuilles, de la quantité relative de radicelles malades et ainsi de la gravité de l'attaque que l'arbre a à subir.

Quand on se représente les rapports mutuels qui existent entre les radicelles et les feuilles, cela s'explique de la manière suivante: chaque fois que des radicelles meurent, il y a aussi des feuilles qui tombent, et de jeunes pousses, ou bien même des branches, qui périssent par conséquent; mais aussi, chaque fois que l'arbre pousse de jeunes radicelles, de nouveaux bourgeons, secondaires, peuvent éclore; ceux-ci cependant ne peuvent donner naissance qu'à des feuilles plus petites, à cause de l'apport de l'eau amoindri comme à cause du nombre

de ces bourgons secondaires supérieur à celui des bourgeons primaires qui ont péri.

Dans le second de mes rapports cités (pag. 519—524), j'ai donné une description assez détaillée des caractères que présentent les arbres plus ou moins fortement attaqués. Ici une description moins minutieuse pourra suffir à notre but, d'autant plus que notre planche XII représente, dans les figures 1—5, les divers stades caractéristiques des branches malades, toutes réduites à environ $^1/_{15}$ de leur grandeur naturelle. Elles ont été dessinées d'après des photographies que j'ai prises sur place, dans une des plantations de caféiers.

La figure 1 représente le sommet d'une branche normale, d'une longueur de 2 mètres et demi environ; elle porte, sur une longueur d'un mètre et demi, une série de feuilles saines et bien développées, à des distances de 6 centimètres environ. Les feuilles normales peuvent atteindre une longueur de 50 centimètres, à partir de la base du pétiole jusqu'au sommet de la feuille terminale; cette dernière a souvent une longueur de 20 centimètres sur 14 centimètres de large. Ce n'est que quand la branche saine a atteint la longueur de 2 mètres et demi environ, qu'elle commence à se ramifier à sa base.

Sur toutes les branches, l'épiderme persiste assez longtemps; il n'est remplacé que fort tard par une couche de liège, superficielle au début. Celle-ci ne s'épaissit que fort lentement, de sorte que les branches conservent très longtemps leur couleur verte, que l'on retrouve même encore sur celles qui ont une couche de liège de plusieurs centimètres d'épaisseur.

Quand l'arbre commence à souffrir, les branches restent plus courtes, elles se ramifient plus vite et plus fréquemment, tandis que les feuilles se rapprochent et deviennent de plus en plus petites; c'est ce que montre déjà la branche de notre figure 2, quoique cet arbre ne se trouvât que dans le premier stade de la maladie.

Dans la figure, 3 les changements sont plus manifestes: la ramification est sensiblement plus fréquente, à cause des bourgeons axillaires qui se sont développés, tandis que les

feuilles n'ont plus qu'un quart de la longueur normale. La surface transpiratrice avait donc déjà diminué sensiblement.

La différence est cependant encore plus apparente dans la figure 4, où seules les branches secondaires et courtes (les branches primaires ont déjà péri) portent de petites touffes de feuilles, assez peu développées. Mais dans le cas de la figure 5, celles-ci sont encore plus petites: elles n'atteignent tout au plus que le sixième de la longueur normale. Elles ne se trouvent qu'au nombre de deux ou trois seulement au bout de courtes branches tertiaires; toutes les autres branches ont succombé.

Les feuilles se sont en même temps beaucoup rapprochées; la distance n'est plus que d'un ou deux millimètres et les branches courtes, toutes jeunes qu'elles sont, sont déjà recouvertes d'une couche de liège assez épaisse, qui intercepte la couleur verte du parenchyme sous-jacent.

De cette manière, l'arbre a tellement réduit sa surface transpiratrice, que même un nombre fort restreint de radicelles pourra fournir la quantité minima d'eau transpirée.

Quelquefois la ramification se répète encore plus à cause des bourgeons tertiaires, quaternaires, etc. qui vont se développer en nombre toujours croissant: c'est alors qu'il se forme des complexes de branches très courtes, qui ont l'air de „balais de sorcière". Un tel arbre est représenté dans la figure 6 de la planche citée, aux deux tiers de la grandeur naturelle; il ne portait plus que les deux feuilles qu'on y voit; toutes les autres étaient tombées. La foliole terminale d'une de ces feuilles n'était guère plus longue que de six millimètres, de sorte que sa surface était environ mille fois plus petite que celle d'une feuille normale.

Parfois aussi, quand toutes les grandes branches sont mortes jusqu'à l'endroit où elles sortent du tronc, celui-ci peut encore pousser des bourgeons adventifs. Alors on voit le tronc se recouvrir d'un très grand nombre de petites touffes de feuilles, de sorte que, vu de loin, il a l'aspect d'être enlacé par les tiges volubiles d'une plante grimpante.

C. Tronc.

Dans certains cas, le tronc et les branches peuvent aussi offrir extérieurement d'autres signes de l'invasion de la maladie en question, en dehors des caractères déjà cités. On remarque alors sur l'écorce un changement de couleur qui commence, ou bien à un point quelconque du tronc, ou à l'attache d'une forte branche. Il se dirige invariablement vers la base de l'arbre, sous la forme d'un ruban parfois assez large, de 5 centimètres par exemple sur des arbres forts, lequel s'amincit peu à peu en descendant. Par suite, c'est toujours la partie supérieure qui a le plus changé de couleur; elle a pris souvent une teinte violette qui, en descendant, passe peu à peu du vert foncé au vert normal de l'écorce. L'écorce décolorée est infiltrée et plus ou moins molle, ce qui indique que ses cellules ont déjà succombé à la maladie. Ces changements sont strictement locaux, puisque les parties de l'écorce situées à côté ou au-dessus du ruban, ou à tout autre endroit, sont vivantes et peuvent rester encore intactes longtemps après.

L'examen des plantes malades m'a montré en outre que les rubans décolorés se trouvaient toujours directement au dessus de grandes racines malades, et qu'il y avait même une concordance remarquable entre le degré de la maladie des racines et celui de la maladie de l'écorce.

Il est cependant bien remarquable que je n'ai observé ces phénomènes que dans une seule partie, assez restreinte, de Java, c'est-à-dire dans le district *Tjitjalengka* (*Residence: „Preanger Regentschappen"*), quoique souvent après j'y aie prêté une attention spéciale.

Il est dit plus haut que l'arbre attaqué finit par mourir, cependant presque toujours il ne succombe qu'après un temps assez long. Il est vrai que les circonstances et la gravité de l'attaque peuvent amener une mort plus prompte, très prompte même, mais ordinairement des années s'écoulent avant que la maladie ait réussi à tuer sa victime. La cause directe de la mort n'est probablement autre que l'épuisement, amené par la réduction

de la surface assimilatrice, donc le manque des matières nutritives, nécessaires au développement des jeunes radicelles et des nouvelles pousses destinées à remplacer celles qui ont succombé.

Quand la maladie a une fois attaqué un arbre, elle fait des progrès incessants, surtout pendant la saison pluvieuse (mousson d'ouest), tandis qu'elle semble rester stationnaire quand le temps est sec. La prolongation de la vie de l'arbre dépend donc de la gravité de ces attaques réitérées.

Comme cas extrêmes, je citerai la mention faite par les rapports officiels d'arbres qui, dans la Résidence de Probolingo, ont succombé à l'attaque en une quinzaine de jours; cependant j'incline à croire que cette attaque n'était pas la première qu'ils avaient eu à subir.

Par contre, j'ai vu dans la Résidence de Soerakarta, à une altitude de 4000 pieds, des „dadaps" vraiment gigantesques, d'une hauteur d'une trentaine de mètres peut-être, et d'une épaisseur de $^3/_4$ de mètre environ, qui montraient une ramification en apparence normale avec un feuillage très dense, quoiqu'on y remarquât aussi des signes non douteux de la maladie. Mais les attaques que ces arbres avaient subies n'ont pas pu être bien graves, puisque la première devait dater d'une époque assez éloignée. Les arbres avaient peut-être 40 ou 50 ans; des *Erythrina* de ces dimensions-là sont assez rares, non seulement en cet endroit, mais aussi partout ailleurs à Java.

Dans les exposés hollandais cités, je parlais aussi en détail de la distribution de la maladie dans l'île de Java. Il me paraît inutile de le faire ici, d'autant plus que ces détails ne pourraient avoir qu'une valeur pratique et locale; c'est pourquoi je me bornerai ici aux faits principaux.

Mes observations m'ont convaincu d'abord que la maladie s'était répandue sur toute l'île de Java; car, parmi les milliers d'arbres que j'ai vus et observés, dans les endroits les plus divers de l'île, je n'ai pas trouvé un arbre tout à fait sain. Dans la grande majorité des cas, l'aspect du feuillage en était la preuve

décisive, et en cas de doute, l'examen des racines (avec ou sans l'emploi du réactif mentionné plus bas) éliminait toute incertitude.

Ensuite je reconnus que la maladie, quoique signalée d'abord comme inconnue, n'était rien moins que nouvelle. Les plaintes que je rencontrai dans des rapports officiels d'il y a quelques dizaines d'années: „que les dadaps manquent de vitalité", „qu'ils perdent leurs feuilles", „qu'ils se développent défectueusement" etc., ces plaintes, si souvent répétées, sont assez éloquentes pour donner la conviction qu'elles n'avaient d'autre cause que la maladie en question.

Des échantillons que je reçus de l'île de Sumatra, et ceux que je récoltai moi-même dans l'île de Célèbes, m'ont prouvé en outre que là aussi la maladie existe.

Nous verrons plus tard, dans le dernier chapitre, que la maladie a pu se répandre facilement sur un aréal si étendu, parce qu'on le multiplie presque exclusivement par des boutures, et que la cause de l'affection peut se trouver aussi dans les branches.

Ayant éprouvé que les „dadaps" croissent souvent trop mal, on a commencé de les remplacer dans les mêmes plantations de caféiers par d'autres arbres. Pour diverses causes, on a cherché leurs remplaçants surtout dans la même famille des Légumineuses, et ainsi on emploie maintenant entre autres l'*Albizzia moluccana*, l'*A. stipulata*, ou des espèces de *Caesalpinia*, de *Pithecolobium*, de *Cassia* etc.

La maladie, qui s'était montrée tellement pernicieuse à l'*Erythrina*, n'a attaqué cependant aucun des autres arbres, quelque étroitement apparentés qu'ils soient au „dadap"; ils paraissent en être tout à fait à l'abri. La maladie choisit donc sa proie exclusivement parmi les *Erythrina*.

Il est vrai qu'un autre arbre du Jardin de Buitenzorg, portant le nom de *Stenotropis Broteroï*, était attaqué par la maladie d'une manière absolument analogue. Mais il y a une telle affinité entre les genres *Erythrina* et *Stenotropis* que, jadis, le second faisait partie du premier, de sorte qu'on pourrait dire qu'à notre connaissance, la maladie n'affecte que les espèces du genre *Erythrina*, pris dans le sens plus large.

II. EXAMEN MICROSCOPIQUE.

Le caractère le plus saillant de la maladie en question est, comme nous l'avons déjà remarqué, qu'elle n'attaque pas la racine entière, mais qu'elle y sévit localement. L'examen microscopique nous révèle que ce sont des éléments spéciaux du tissu ligneux qui subissent des altérations aboutissant à une désorganisation complète. C'est cette même désorganisation locale qui fait naître les fissures, dont nous parlions dans le chapitre précédent (pag. 155; Pl. XIII, fig. 1, 2, 3).

Cette décomposition ne représente cependant que le dernier stade de l'affection morbide, et le seul qui soit visible à l'œil nu. Pour retrouver des stades antérieurs, il faut avoir recours au microscope. On reconnaît alors les cellules malades, quand elles viennent seulement d'être attaquées, d'abord à l'amincissement de leurs membranes, et puis à ce que ces cellules, en adhérant de moins en moins entre elles, tendent à s'arrondir par leur turgescence, ce qui amène l'agrandissement des méats intercellulaires. Ainsi on distingue p. e. le tissu malade *m*, dans la figure 7 (Planche XIII), des cellules saines *s*, d'abord aux membranes minces et moins foncées, mais en outre à leur forme arrondie.

Ces deux caractères, quoique très visibles, ne sont cependant pas propres à être reconnus à vue d'œil, d'autant moins que les éléments du bois de la racine de l'*Erythrina* sont souvent assez peu épaissis. C'est pour cette cause que je tâchai de trouver un moyen pour faciliter la recherche du tissu malade, et il était évident qu'ici une coloration partielle rendrait de grands services. Mes recherches ont eu du succès.

Déjà l'application d'une simple solution iodée donna des avantages appréciables, puisque les éléments attaqués prenaient une teinte moins foncée que les parois des éléments sains. Les solutions aqueuses de certaines couleurs d'aniline (p. e. le violet de gentiane) furent encore plus efficaces: les coupes se coloraient d'abord en entier, mais, en les transportant ensuite dans

l'eau, le tissu malade perdit peu à peu la coloration, tandis que les parties saines conservaient la couleur foncée.

Les résultats les plus instructifs et les plus rapides furent obtenus cependant par les réactifs sur le „lignine"; j'employai presque exclusivement la phloroglucine, en solution alcoolique, suivie du traitement à l'acide chlorhydrique. Les membranes ou parties de membranes normales prennent alors la couleur rouge-cerise ordinaire, tandis que les parties malades restent incolores (sauf une teinte jaune, due à l'action de l'acide seul). Par ce traitement, les contrastes deviennent tellement saisissants, qu'on reconnaît aisément les parties attaquées, même à la loupe. Ainsi par exemple, les figures 6 (Pl. XIII), 1—8 (Pl. XIV), 7 et 12 (Pl. XVI) etc. montrent ce que même la loupe peut révéler dans les coupes traitées à la phloroglucine.

Voyons maintenant ce qui se passe dans les membranes quand elles subissent l'influence de la maladie.

Il a déjà été dit que sous cette action les membranes s'amincissent, mais la réaction indiquée nous révèle que ce phénomène est précédé de la diminution, et enfin de la disparition du „lignine" [1]).

Dans certains cas, ces changements successifs sont visibles dans la même coupe, comme dans la figure 10 (Planche XVI). On y voit la transition du tissu sain (en haut), à parois ponctuées assez épaissies qui ont pris la teinte rouge foncée due à la réaction de la phloroglucine, aux cellules malades à parois minces et incolores (en bas). Le stade transitoire est formé par les trois cellules intermédiaires *i*, à épaississements réduits et faiblement coloriés; dans une de ces cellules, les épaississements ont même disparu complètement à côté des cellules malades, mais ils sont encore visibles à côté des cellules saines.

Dans ce cas-ci, les épaississements ont été dissous dès que le „lignine" avait disparu, mais il n'en est pas toujours ainsi. Souvent aussi on rencontre des cellules à membranes encore

1) Pour cause d'utilité j'emploierai ici cette dénomination générale pour les substances qui sont la cause de la réaction spéciale que montrent les éléments lignifiés.

fortifiées, qui ne se colorent pas avec la phloroglucine, mais qui prennent la teinte bleue de la cellulose avec la solution de chlorure de zinc iodée. Les endroits plus clairs, sur ces membranes bleu foncé, provenant des ponctuations, prouvent la présence des épaississements. La figure 9 (Pl. XVI) fait voir ce que ces coupes, traitées avec la solution mentionnée, nous apprennent; la teinte grise dans la figure remplace la teinte jaune que prenaient la membrane lignifiée et la membrane primaire.

Ces observations nous permettent de conclure que la maladie amène d'abord la disparition locale du „lignine" des membranes épaissies du parenchyme ligneux et des rayons médullaires, et qu'elle est suivie de la dissolution de la cellulose de ces mêmes couches d'épaississement. Il est à signaler en outre que ni les parois des vaisseaux, ni celles des fibres ligneuses (ni d'une ou de deux couches de cellules vivantes qui entourent ces éléments) ne subissent jamais aucun changement, soit dans la forme, soit en réaction ou en épaisseur.

La présence de ces cellules malades dans la racine vivante donne lieu à une observation intéressante, surtout au point de vue physiologique.

Parmi les racines de chaque arbre malade, il y en a toujours qui, extérieurement, se présentent comme tout à fait normales et dont l'affection n'est révélée que par l'examen microscopique, lequel peut démontrer que presque tout le parenchyme ligneux et les rayons médullaires étaient attaqués. En voici un exemple: une fois je fis déterrer dans le Jardin Botanique une racine d'un „dadap" quelconque (sans indiquer un arbre spécial); on m'en apporta un tronçon d'une longueur de 2 mètres, et d'une épaisseur, aux deux bouts, de 3 et 4 centimètres. Vue du dehors, la racine paraissait tout à fait saine parce qu'elle ne montrait pas la moindre anomalie, mais néanmoins l'examen microscopique révéla que les membranes de toutes les cellules du parenchyme et des rayons (sauf les exceptions régulières dont nous parlerons plus tard) manquaient de lignine. La figure 7 (Pl. XVI) donne l'aspect d'un secteur d'une coupe en travers d'une racine tout à fait analogue à la précédente,

mais plus mince (6 millimètres de diamètre). Les membranes des cellules malades étaient très amincies. Traitées avec une solution de chlorure de zinc iodée, elles prenaient une teinte bleu pâle, tandis que souvent les ponctuations devenaient visibles; elles se détachaient alors comme des endroits encore plus clairs sur la membrane foncée ainsi que dans les cellules de la figure 9 (Pl. XVI).

Or ces racines, extérieurement saines et néanmoins fortement attaquées à l'intérieur, devaient se trouver dans cette condition depuis des semaines au moins. Vu que j'ai la conviction que les cellules vivantes du cylindre ligneux fournissent une (grande) partie de l'énergie qui fait monter le courant d'eau dans le bois [1]), il me parut improbable que toutes ces cellules, à paroi amincie et non plus lignifiée, fussent mortes; ce qui aurait dû causer, à mon avis, un obstacle sérieux au transport de l'eau.

Pour vérifier cette opinion, il fallait savoir si ces cellules étaient encore vivantes ou non; je traitai pour cela des coupes radiales à travers le bois de cette racine (la même de la figure 7, Pl. XVI) avec une solution plasmolysante de nitrate de potasse, de 0,4 Aeq. (4%) environ.

Les parois des cellules du parenchyme ligneux et des rayons médullaires étaient, comme nous venons de le dire, dépourvues de „lignine" et fortement amincies; pourtant les protoplaste d'un grand nombre de ces cellules non lésées se contractèrent fortement sous l'influence de la solution citée, de sorte qu'il se forma une ou deux sphères, comme le fait voir la figure 6 (Pl. XVI) représentant deux cellules d'un rayon médullaire et une de parenchyme ligneux. Le protoplasme de la cellule de rayon médullaire à droite mourut pendant le plasmolyse; il n'y a que les graines d'amidon qui soient reproduites dans la figure.

Cette observation, plusieurs fois répétée, prouve que les cel-

1) Voir mon étude: Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze; Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Bot., 1887, Bd. XVIII. p. 1.

lules des tissus vivants du bois de la racine restent longtemps encore vivantes après que leurs membranes ont perdu leur „lignine" et probablement même après la disparition des couches d'épaississement. Ces changements s'opèrent donc sans influence visible sur la vitalité de leurs protoplastes qui, sans doute, poursuivent leurs fonctionnements normaux.

Les cellules attaquées finissent cependant par périr; des membranes il ne reste alors que des pellicules minces, flasques, souvent affaisées, qui se détachent facilement de leurs voisines. Elles ne montrent alors plus de ponctuations et prennent avec le chlorure de zinc iodé une teinte jaune: ce ne sont donc que les couches primaires qui échappent à la destruction. Dans les figures 5 et 8 de la Planche XVI, on voit de telles cellules déformées, à côté d'autres qui ne sont pas du tout altérées.

Les cellules vivantes du xylème radical contiennent souvent tant d'amidon, qu'elles en sont comme bourrées. Mais dans les cellules gravement atteintes, dont il ne reste que des lamelles minces et affaisées, tout l'amidon a disparu. Ainsi, l'action dissolvante que subit la cellulose des parois (jadis lignifiées) paraît agir aussi sur l'amidon. Celui-ci ne disparaît cependant qu'au dernier moment; dans les racines, infestées localement, on remarque souvent que les cellules attaquées ne renferment pas sensiblement moins d'amidon que les éléments intacts. La cellule à droite de la figure 6 (Pl. XVI), par exemple, est là pour illustrer cette conclusion.

En admettant que la solution de la cellulose s'effectue par l'influence d'une substance, qui est amenée du dehors, on peut s'expliquer ces observations de la manière suivante: le protoplaste, tant qu'il est vivant, refuse accès à cette substance qui ne peut agir sur l'amidon que quand le protoplaste mort ne lui défend plus l'entrée.

Dans le bois de l'*Erythrina*, les tissus vivants occupent la majeure partie de son volume; ils se trouvent insinués partout entre les vaisseaux et les groupes de fibres ligneuses. Or, quand peu à peu tous ces tissus-là sont attaqués, que les cellules

meurent et s'affaisent, il se forme des fissures à l'endroit de ces éléments. De cette manière, il ne reste d'une racine, attaquée partout à l'intérieur, que des vaisseaux et des groupes de fibres ligneuses, séparés entre eux; ils forment ainsi dans leur ensemble un corps qui a l'air d'un pinceau à poils très forts. C'est ce que nous avons déjà remarqué en parlant de la figure 1 de la Planche XIII.

Quand la maladie ne sévit que localement, il ne se forme des fissures qu'aux endroits attaqués, et alors se présenteront des cas comme par exemple ceux des figures 2 et 3 de la même Planche, citées précédemment (p. 155).

Que ces gros poils de la figure 1 citée correspondent effectivement aux vaisseaux et aux groupes de fibres ligneuses, c'est ce que prouve de la manière la plus évidente la figure 8 (Pl. XIII). Elle représente une coupe transversale à travers trois de ces „poils" du centre d'une racine, comme celle de la figure 2 (même Planche), qui avaient été fixés en place par l'immersion préalable du tronçon dans de la paraffine fondue.

On remarquera l'analogie entre cette figure et la figure 7 (même Planche), laquelle fait voir une coupe à travers une racine fortement attaquée, mais dans laquelle les tissus malades n'étaient pas encore morts.

Mais il y a encore d'autres ressemblances dans ces deux esquisses. Dans la figure 7, nous remarquons qu'une grande partie des cellules parenchymateuses du bois étaient attaquées, mais elle nous montre en outre que ce n'était pas le cas avec la couche, ou les deux couches, qui entourent les vaisseaux et les groupes de fibres ligneuses. Ce n'est pas une exception; au contraire, c'est la règle, et le fait qu'on retrouve ces mêmes couches intactes dans la figure 8 prouve que ces cellules se conservent aussi telles dans les racines fortement attaquées et même après leur mort.

Ces observations nous permettent de conclure que la maladie en question attaque toutes les cellules du parenchyme ligneux et des rayons médullaires, sauf celles contigues aux vaisseaux et aux fibres, qui partout sont épargnées. Il nous faudra tenir

compte de ce fait quand nous tâcherons d'expliquer les changements que provoque la maladie.

Les membranes des vaisseaux montrent toujours et complètement la réaction de „lignine", ainsi que les couches primaires de la paroi des fibres ligneuses, mais les épaississements secondaires de ces dernières, souvent assez fortes (voir p. e. les fig. 7, Pl. XIII et 8, Pl. XVI). sont de nature cellulosique.

Dans la racine malade, ces dernières couches disparaissent souvent aussi (fig. 8, Pl. XIII), mais pas toujours, quoiqu'on les voie s'amincir d'autant plus que les éléments sont plus rapprochés des tissus malades. A la fin, on ne retrouve cependant de ces fibres ligneuses que les parois primaires, qui donnent en entier la réaction de „lignine". Ces restes de la membrane sont cependant toujours plus forts que ceux des cellules contigues, comme le montre la figure 9, Pl. XIII.

Nous avons vu que la maladie peut se manifester, dans la racine du moins, sur tout point du bois. Quand elle atteint le contour de ce tissu, des groupes d'éléments malades, non plus lignifiés, vont se confondre avec les éléments jeunes, qui ne le sont pas encore. En appliquant alors la réaction de phloroglucine, le contour du bois ne se montre plus comme ligne droite ou faiblement ondulée, ainsi que d'ordinaire, mais il fait voir des enfoncements plus ou moins profonds; je ne saurais mieux décrire ce phénomène qu'en disant que le bord du bois se montre comme rogné. Ces enfoncements suivent très souvent les rayons médullaires; ils peuvent être tellement profonds qu'ils vont s'unir à leurs voisins par des parties tangentielles de tissu malade, de sorte qu'il y a des îlots de tissu lignifié, séparés complètement de la partie centrale par des cellules à membranes non lignifiées. On retrouvera ces bords rognés, avec ou sans ces „îlots", de forme fort diverse, sur nombre de nos figures, p. e. sur la Planche XIV, fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8; sur la Pl. XV, fig. 1, 2, 3, 4, 5 et enfin sur la Pl. XVII dans presque toutes les figures.

Quant à ces phénomènes, il faut cependant tenir compte du fait que, même dans les racines tout à fait normales, la ligni-

fication des éléments du bois jeune ne procède pas tout-à-fait régulièrement.

La ligne de démarcation entre le bois et le tissu entourant, qui se manifeste quand on emploie la phloroglucine, n'est pas un cercle, mais elle présente une forme souvent très ondulée; il s'y montre des saillies partout où il y a des vaisseaux tout près de ce bord (voir p. e. Pl. XIII, fig. 6). On comprend l'origine de ces saillies en observant de jeunes vaisseaux à parois qui viennent seulement de se lignifier. On voit alors ces vaisseaux, ainsi qu'une couche de cellules entourantes, prendre la couleur rouge violet de la réaction de phloroglucine, tandis qu'il y a deux ou trois couches de cellules incolores, ou faiblement coloriées, qui les séparent du tissu interne, entièrement lignifié. La figure 10, Pl. XIII, représente un tel cas; il n'y a pas de doute que cette plante aussi aurait été malade, puisque c'était la racine d'une plante de graine cultivée dans l'eau, et qui d'ailleurs ne montrait pas la moindre trace de l'affection.

Ces observations prouvent que, du moins chez l'*Erythrina*, la lignification des vaisseaux et des cellules entourantes précède celle des autres éléments.

Le bois de la racine de l'*Erythrina* a des vaisseaux d'assez grand diamètre et le plus souvent solitaires, comme on les voit p. e. dans la figure 1, Pl. XV, représentant le bord du corps ligneux d'une racine malade, mais peu gravement Or, on voit souvent, mais seulement dans les racines attaquées, et surtout aux bords du tissu ligneux, des groupes de vaisseaux de diamètre très petit, ce qui démontre que la structure du bois y a subi un changement assez considérable; c'est ce qu'on voit p. e. dans les figures 2, Pl. XV; 2*b*, 3*a*, 4*a*, 4*b*, Pl. XVII. Comme je n'ai jamais rencontré cette structure dans les racines saines, et que je ne l'ai jamais trouvée que localement dans les racines malades, il n'y a pas de doute qu'on ait affaire ici aux effets de l'influence que la maladie exerce sur l'action des cellules du cambium.

La constatation d'une telle influence dans les racines vivantes nous prouve en même temps qu'elle n'est pas, même à la longue, nuisible à ce méristème, d'autant plus qu'elle paraît

souvent diminuer peu à peu. Car je ne saurais m'expliquer autrement pourquoi, p. e. dans la figure 3, Pl. XV, la zone de bois (*n*) manifestement malade, présentant un grand nombre de vaisseaux de petit diamètre, est suivie, vers le dehors, d'une zone à structure normale. Si on admet l'influence altérante de la maladie sur le cambium, cet exemple et plusieurs autres analogues nous feraient admettre aussi que cette influence peut diminuer et même disparaître dans certaines conditions [1]).

Ayant vu que l'affection se fait sentir jusque dans le cambium, il nous reste à savoir si elle s'étend aussi au delà, c'est à dire si l'écorce est également attaquée.

Ne pouvant nier la possibilité d'une telle influence, il me faut avouer que je n'ai vu que très rarement des altérations morbides dans ce tissu. Elles se manifestaient alors par les changements locaux de couleur, dont il a été déjà question dans le chapitre premier (page 159). Je ne les ai cependant vus que dans une seule partie de Java, et ne les ai pas retrouvés ailleurs, quoique je me sois donné pour cela beaucoup de peine.

Le changement de couleur, amené par la mort des cellules de l'écorce (la couche mince de liège est très transparente),, correspondait toujours à des altérations dans la partie voisine du bord du bois. C'est ce que montrent les figures 4 et 5, Pl. XV. La première se trouvait sous la partie de l'écorce très décolorée, tandis que la seconde provient de la partie opposée du tronc, à même hauteur, là où la couleur était normalement verte. On voit que, dans cette dernière figure, le bois montre sa structure ordinaire; la figure 4 fait voir au contraire un nombre beaucoup plus grand de vaisseaux de petit diamètre.

Je n'ai pas réussi à éclaircir si l'affection de l'écorce était, elle aussi, la suite d'une infection de ce tissu même, ou bien si elle était simplement la suite indirecte du changement profond qu'avaient subi les éléments du corps ligneux.

Dans le dernier chapitre nous pourrons mieux préciser cette question. Relevons seulement ici que le moyen de retrouver les

1) Nous aurons à parler d'autres exemples analogues dans le dernier chapitre.

parties de tissu attaqué, qui nous rendait des services si précieux quand il s'agissait du tissu ligneux, nous fait défaut pour l'étude des tissus de l'écorce, par suite de l'absence d'éléments lignifiés.

Dépourvu de tout moyen de suivre les traces de la maladie à travers l'écorce, je suis resté dans l'incertitude sur ce point.

J'ai déjà mentionné que les racines n'offraient jamais l'occasion de constater une affection de l'écorce. Dans les racines fortement atteintes, elle aussi finit cependant par mourir, mais alors la mort peut tout aussi bien être la suite indirecte de la désorganisation du cylindre ligneux, que celle d'une affection de l'écorce même.

Il est à noter cependant que je n'ai jamais vu la moindre affection de l'écorce, ni d'une tige, ni même d'une racine, sans que le bois fût aussi attaqué, et même fortement. C'est ce qui m'a amené à conclure que la maladie affecte le cylindre ligneux sinon uniquement, du moins en tout premier lieu.

III. LOCALISATION DE LA MALADIE ET SA PROGRESSION DANS LA PLANTE.

Ayant reconnu que la réaction sur le „lignine" était un moyen aussi sûr qu'expéditif pour retrouver même les premiers stades de la maladie, j'ai pensé qu'elle devrait aussi rendre de grands services pour l'étude de sa localisation dans les tissus et de sa progression dans la plante.

Pour exposer les résultats obtenus, prenons une des plantes que j'ai examinées spécialement à ce point de vue; il sera facile après d'appliquer les règles ainsi trouvées à d'autres plantes.

Celle que je choisis pour ce but était une plante de graine cultivée, à Buitenzorg même, dans un pot à fleurs rempli de terre ordinaire; elle n'était donc pas stérilisée antérieurement. Au moment de l'étude, la plante avait 9 mois environ; elle ne montrait à l'extérieur aucun symptôme de la maladie, mais nous verrons qu'elle était malade tout de même.

Un grand nombre de coupes transversales de la racine et de

la tige furent faites et traitées ensuite à la phloroglucine, comme d'ordinaire. Les coupes principales furent dessinées et reproduites ici sur la Planche XIV, figures 1—9, toutes grossies 10 fois. Comme dans les autres figures analogues de ce travail, le tissu ligneux reçut une teinte rouge-cerise, rappelant la teinte que lui donne le réactif cité: les parties de ce tissu, laissées en blanc, représentent donc les endroits envahis par la maladie.

Il me parut désirable d'indiquer aussi dans les figures les vaisseaux qui, par leur grandeur et leur fréquence, contribuent à caractériser les effets de la maladie: les cercles, petits et grands, à contour simple ou double, représentent ces éléments. J'aurais dû laisser aussi en blanc leur lumen, mais craignant de faire naître une confusion avec les parties de tissu attaqué, souvent fort petites, elles aussi ont été teintées. Les lignes droites radiales indiquent les rayons médullaires.

La figure 10 de la même Planche donne pour ainsi dire la reconstruction schématique des tissus malades de la plante, sur coupe longitudinale, d'après les neuf figures citées. Les nombres entre parenthèses à côté se rapportent à ces coupes transversales. Les tissus malades y sont indiqués par des lignes noires (comme d'ailleurs dans d'autres figures analogues, p. e. les figures 11 de la même Planche et 11 de la Planche XVI). La largeur de l'esquisse est celle de la plante même, tandis que, pour faciliter l'aperçu, la longueur a été réduite à un quart de la longueur normale.

Voyons maintenant ce que cette plante nous apprend et procédons, comme d'ailleurs le fait la maladie elle même, d'en bas vers le haut.

Du bout inférieur de la racine jusqu'à l'endroit où elle avait atteint une épaisseur de 7 mm., le bois était partout malade, comme le montre la figure 1. Ce tissu n'était plus uni, mais comme dissous en îlots très irréguliers, formés d'un ou de plusieurs vaisseaux, ou bien d'un groupe de fibres ligneuses ou d'une combinaison des deux, et toujours entourés d'une ou d'une ou deux couches de parenchyme ligneux. Ces

îlots donnaient en entier la réaction avec la phloroglucine.

La figure suivante (2) montre autre chose: elle a été prise 6 cm. plus haut, là où la racine avait une épaisseur de 10 mm. Dans le bois on retrouve des îlots, mais seulement au centre et aussi quelques-uns au bord; la partie intermédiaire, constituant un anneau complet, était inaltérée. Près du contour du bois, on voit en outre des taches blanches isolées qui sont enfermées entièrement ou du moins à peu près par le tissu normal. Celles qui sont le plus éloignées du bord, et qui sont allongées en sens tangentiel, font partie d'un anneau interrompu, mais qui passait ainsi tout autour.

Dans la figure 3 (prise 5 cm. plus haut), cet anneau est très distinctement visible, puisqu'il s'est séparé du bord; celui-ci se montre quelque peu rogné, avec trois petits îlots. Au centre, le tissu est normal, mais à la moitié de l'épaisseur de la couche de bois un anneau presque continu et nettement limité se montre malade, comme encore quatre petits endroits entre cet anneau et la moelle *x*.

La figure 4 est une coupe à travers le col de la racine, donc à la limite entre celle-ci et la tige. Elle n'est pas sensiblement différente de la figure 3: le bord plus fortement rogné avec plusieurs îlots s'unit à gauche aux restes de l'anneau sous-jacent. En outre on voit l'anneau interne, devenu discontinu, qui a subi un déplacement vers le dehors et qui, à droite, s'est dédoublé.

Dans la figure 5, encore la même chose; mais dans la suivante (6), l'anneau interne a disparu. Les rognures sont assez fortes au bord du cylindre, grâce surtout à l'anneau externe qui s'y est ajouté presque partout.

La figure 7 ne montre que des rognures peu importantes, mais les restes de l'anneau externe sont assez distincts: sur chaque rayon médullaire, il y a une série de cellules malades (une huitaine environ) situées à égale distance du cambium. Il y avait en outre çà et là une partie de tissu attaqué entre deux de ces endroits de rayon malades; on en voit une à droite dans la figure.

Cet anneau aussi va disparaître de plus en plus en remontant:

dans la figure 8, il n'y a que quatre des seize rayons indiqués qui renfermaient des cellules altérées, et c'est la partie la plus attaquée de la coupe qui a été reproduite. Enfin, dans la dernière de ces figures, 9, l'anneau a complètement disparu; il ne reste donc que les rognures au bord, qui tout de même sont assez distinctes.

Résumant ces observations, on voit d'abord que la destruction est d'autant moins grande que l'endroit est plus éloigné du sommet de la racine, de sorte que le bois de la racine a beaucoup plus à souffrir que celui de la tige; en outre, la racine est souvent attaquée en chaque point, tandis qu'on ne trouve dans la tige les parties malades que dans le contour ou à faible distance du cylindre ligneux.

Ce que cette dernière plante laissait voir se retrouve d'une manière absolument analogue chez toutes les autres, preuve en soit cette autre racine, prise entre plusieurs de celles qui ont été étudiées, à laquelle se rapportent les figures 11 et 12 de la Planche XVI.

La première figure, schématique, est dessinée grandeur nature (non raccourcie cette fois). Les cinq petites figures à côté, indiquées par I—V, représentent des coupes transversales à différentes hauteurs, indiquées par les mêmes numéros; la figure 12 enfin est la même que la fig. 11 V grossie 10 fois.

La racine est encore entièrement affectée dans la partie inférieure toute entière (IV); plus haut (III), l'attaque ne se manifeste qu'au centre et aussi, près du bord du cylindre ligneux, par le contour rogné et par un anneau complet à une certaine distance en dessous. Encore plus haut, au niveau de (II), il ne reste même plus que cet anneau; au bord comme au centre, toute trace de la maladie a disparu, et il en est ainsi jusqu'à l'endroit de l'implantation de la racine latérale. Celle-ci était infectée également, en trois endroits séparés (V): au centre, au bord et entre les deux; le tissu malade formait un anneau complet, mais interrompu à divers endroits (fig. 12). La position que prend cet anneau est très instructive, puisque, le bois s'étant épaissi excentriquement, on voit l'anneau

aussi prendre une position manifestement excentrique, ce qui démontre que la maladie, dans sa progression longitudinale et latérale, suit rigoureusement les couches d'épaississement du bois et par conséquent aussi le cours de ses éléments.

Plus haut, la rognure du bord disparaît bientôt, mais l'anneau se joint à l'anneau de la racine principale et la partie malade du centre y pénètre jusqu'au milieu à peu près, pour changer alors subitement de direction en se dirigeant vers le haut. Elle ne s'y manifeste cependant que d'un côté, comme la coupe (1) le fait voir, ainsi qu'une autre ligne d'infection, qui prend naissance dans la racine latérale (dérivant probablement d'une autre radicelle) et pénètre aussi dans la racine principale, pour se recourber vers le haut.

Cette racine montrait donc absolument la même chose que la première: qu'elle peut être atteinte à chaque endroit du bois et que la gravité de l'attaque diminue en remontant. La tige de cette plante n'a pas été étudiée.

D'ailleurs nous avons déjà parlé plus haut de plusieurs autres racines attaquées en divers endroits du corps ligneux, par exemple:

a. racine attaquée partout: Pl. XIII, fig. 3, 11 (racine latérale).

b. racine malade au centre seulement: Pl. XIII, fig. 2, 11 (racine principale).

c. un ou plusieurs anneaux séparés: Pl. XIII, fig. 4, Pl. XVI, fig. 12.

d. au bord, Pl. XVI, fig. 12.

Quant aux tissus de la tige, nous avons vu que l'attaque dans le contour du cylindre ligneux est la règle; je n'ai jamais vu de tige où la maladie pénétrât jusque dans les couches internes du bois. Je citerai encore quelques exemples de tiges atteintes, ayant rapport aux cas cités plus haut (p. 170) c'est à dire des troncs, dans lesquels l'attaque se manifestait entre autres par la décoloration de l'écorce.

Au début, ce changement de teinte, que je n'ai observé que sur des troncs assez forts, mesurant plus de 1 décimètre d'épaisseur, se montrait presque toujours à l'attache d'une des fortes branches ou bien, plus rarement, à un endroit quelconque

du tronc. De là il s'étend ensuite peu à peu vers la base, de sorte qu'il apparaît sur l'écorce un ruban foncé d'une largeur de 5 centimètres environ, ou plutôt un triangle de forme très aigue, puisque le ruban s'amincit peu à peu en descendant. Cette forme est une indication assez nette que, pour ainsi dire, l'attaque suit toujours dans l'écorce une direction descendante.

D'abord la couleur verdâtre de l'écorce devient un peu plus foncée à cause de l'infiltration du parenchyme; ensuite elle passe d'abord au brun clair, ce qui est amené évidemment par la décomposition de la substance chlorophylléenne dans les cellules mourantes, et change après en un brun de plus en plus foncé. Plus tard encore, l'écorce devient humide à l'extérieur et cède à la pression du doigt; alors la pourriture a commencé.

Chaque endroit malade de l'écorce était toujours situé en ligne directe au dessus d'une racine fortement attaquée, quoiqu'il y eût souvent entre les deux une distance de 1 à 3 mètres.

Même dans ces cas les plus graves de l'attaque de la tige, l'étude microscopique du tronc montrait toujours que le bois n'était attaqué qu'à la circonférence seule, où on retrouvait le bord rogné; cependant il ne se présentait que seul sous l'écorce décolorée. Cette rognure était assez forte, et d'autant plus forte que l'attaque était plus grave, à juger d'après le changement que montrait l'écorce. J'ai étudié plusieurs de ces cas; au lieu de les décrire en détails, je me bornerai à attirer l'attention sur deux figures de la Planche XV qui sont assez éloquentes; l'une, fig. 4, ayant rapport à un endroit du tronc situé sous l'écorce brun foncé, l'autre, fig. 5, à un endroit de couleur verte au côté opposé du même tronc et à même hauteur.

La dernière montre un bord rogné et à une petite distance en dessous des îlots de tissu malade, tandis que la largeur et le nombre des vaisseaux n'ont pas changé. La figure 4 au contraire fait voir une rognure tout aussi profonde, il est vrai, mais les vaisseaux ont subi une affection grave: leur diamètre est beaucoup plus faible, tandis qu'en même temps leur nombre a

beaucoup augmenté, ce qui est un caractère général de la maladie. Or, de tous les côtés, le bois était malade, mais le plus gravement sous l'écorce décolorée. Le bois interne n'avait subi aucun changement.

Même dans des troncs fortement attaqués, la maladie ne se montre donc qu'aux bords du bois, où elle amène en même temps l'apparition d'un tissu ligneux anormal, tel que nous l'avons rencontré dans des racines affectées, décrites plus haut (p. 170).

Les observations citées nous apprennent que la maladie n'affecte pas tous les éléments du corps ligneux par lequel elle passe; cela nous offre un moyen de reconnaître, et même à un stade avancé de la maladie, le chemin qu'elle prend dans la plante. Nous avons déjà signalé (pag. 174) que la gravité de l'attaque diminue d'autant plus que l'endroit est éloigné du sommet de la racine, et ceci fait présumer que dans le bois de la plante la maladie suit un cours ascendant.

Il est hors de doute que l'infection a lieu dans les radicelles minces; rappelons-nous (voir p. 154) que les arbres malades ne portent que très peu de radicelles et que celles qu'on trouve attachées à des racines affectées ont péri presque toujours. Les racines plus fortes sont souvent aussi pourries à leur extrémité; plus haut elles se montrent infectées partout (comme p. e. dans la figure 1, Planche XIV), et ce n'est que plus loin que la partie malade se localise à des endroits nettement limités, et de plus en plus restreints, du tissu ligneux. La figure 10 de la Planche XIV à elle seule prouve que l'infection venait d'en bas et ne faisait que remonter. La figure 11, Planche XVI, fait voir la même chose, non seulement dans la racine principale, mais aussi dans la racine latérale, d'où l'on voit les lignes d'affection remonter dans la racine principale et non descendre. La figure 11, Planche XIII, le montre encore: le tissu malade de la racine latérale partout infectée se joint au centre affecté de la racine principale, mais seulement en remontant.

On rencontre cependant des cas qui paraissent indiquer que la maladie aurait parfois aussi une progression en sens inverse.

Ainsi voit-on dans la figure (schématique) 11, Planche XIV, les deux lignes I et II remonter dans la racine principale, mais ensuite se continuer en descendant dans la racine latérale; la figure 5, Planche XIII, montre un cas analogue. Ne pouvant nier, devant ces observations, qu'une course descendante de la maladie ne soit possible, il est tout de même indubitable qu'elle ne peut avoir qu'un intérêt théorique; car l'infection descendante rencontre ordinairement des tissus de plus en plus affectés, ce qui ne peut modifier l'effet de l'attaque sur la plante entière, où, en tout cas et en général, l'infection procède toujours, et aussi bien plus vite, de bas en haut.

Les observations mentionnées nous permettent donc de conclure que la maladie procède surtout, et le plus rapidement, en sens longitudinal ascendant, qu'elle s'étend aussi en sens tangentiel, quoique plus lentement, tandis que son progrès en sens radial est nul ou extrêmement faible, sauf dans les rayons médullaires, dans lesquels elle procède un peu plus vite.

En outre, la maladie dans son progrès en sens tangentiel suit nettement les couches d'épaississement successives du bois; c'est pourquoi dans la racine, qui s'était épaissie régulièrement, les anneaux de tissu malade restent partout à la même distance de la couche cambienne (voir p. e. les figures 10 et 11, Pl. XIV, fig. 11, Pl. XVI) et pourquoi, dans le cas d'épaississement inégal, ces anneaux prennent une position excentrique (fig. 12, Pl. XVI).

Ces observations nous rappellent le fait connu que, dans le bois des Conifères (et des Phanérogames probablement aussi), le passage de l'eau d'une certaine fibre ligneuse dans sa voisine ne rencontre qu'une résistance relativement faible quand le mouvement a une direction longitudinale, que le passage en sens tangentiel peut s'effectuer aussi et assez facilement, grâce à la présence des ponctuations aréolées sur les membranes radiales, tandis que leur absence presque absolue sur les parois tangentielles rend la communication en sens radial très difficile.

S'il existe véritablement des conditions analogues dans le bois de l'*Erythrina*, il est bien probable qu'elles sont pour

beaucoup dans le choix du chemin que prend la maladie à travers le corps ligneux.

IV. CAUSE DE LA MALADIE.

Dès le commencement de mes études de la maladie, je pus me convaincre qu'on ne trouvait jamais d'animal dans les tissus attaqués et qu'il n'y avait non plus un mycélium de quelque champignon.

Il fallait donc diriger son attention sur les organismes inférieurs; j'espère pouvoir démontrer ici, autant que mes recherches non terminées le permettent, qu'effectivement une bactérie provoque les changements décrits dans les tissus attaqués.

Pour en fournir la preuve, il fallait d'abord tâcher de se procurer des cultures pures de la bactérie supposée, pour voir ensuite si leur introduction dans la plante saine provoquerait les mêmes changements dans le tissu ligneux, que fait voir la plante malade des plantations.

Mes diverses tentatives donnèrent des résultats suffisants, car je réussis à me procurer des cultures d'une même bactérie, provenant de trois sources entièrement différentes.

Les premières cultures provenaient de racines vivantes, récoltées dans les plantations de la Résidence du Préanger (partie Ouest de Java). Bientôt après leur récolte, les racines furent lavées extérieurement d'abord à l'eau, ensuite à une solution de sublimé corrosif, puis coupées longitudinalement à l'aide d'un couteau stérilisé. Alors une aiguille en acier ou en cuivre (le platina était trop mou) fut introduite dans le tissu malade et ensuite mise en contact avec la surface de l'agar préparé, dans des tubes d'essai stérilisés.

Pour avoir des cultures provenant de la partie Est de Java, il fallut agir autrement, à cause de la trop grande distance de Buitenzorg. Sur ma demande, un des cultivateurs de caféiers eut l'obligeance de prendre des tronçons de racines de différents arbres malades. Ces morceaux furent introduits, après lavage superficiel à l'eau, dans des tubes en fer blanc, qu'on

ferma ensuite hermétiquement en les soudant. Ensuite les tubes furent immergés pendant un quart d'heure dans l'eau bouillante, afin de tuer le mycélium et les spores des champignons qui pouvaient adhérer à la surface.

L'inoculation des tubes à agar de ces racines eut lieu cinq jours après la préparation des tronçons; cependant les cultures qui se développèrent sur l'agar prouvèrent que la manière de préparer les morceaux avait été suffisante pour le but visé, puisque les bactéries se développèrent très bien et qu'il ne se montra jamais de mycélium.

La troisième source, qui me livra des cultures de la bactérie pathogène présumée, fut la terre prise dans les environs de racines malades, que je saupoudrai sur la surface de l'agar stérilisé. Il va sans dire que ces cultures n'étaient pas pures du tout, mais les colonies de la bactérie en question étaient reconnaissables et je réussis assez facilement à m'en procurer une culture pure.

Pour ces cultures, j'employai en somme 27 tronçons de racines, provenant de 13 arbres différents. De ces tronçons j'infectai 30 tubes; 20 d'entre eux restèrent stériles, sur les 10 autres il se développa plusieurs colonies, qui souvent s'y montraient déjà dans les 24 heures. Neuf de ces cultures étaient pures, et toutes les colonies avaient un même aspect; dans la dixième il y avait une seule colonie étrange, parmi un grand nombre d'autres ressemblant à celles des autres cultures. Après l'avoir enlevée, cette dixième culture aussi était stérile.

De cette manière, je m'étais procuré une dizaine de cultures d'origine très différente, c'est-à-dire: une d'une des plantations de l'Est de Java, deux de chacune des quatre plantations différentes de l'Ouest de Java et enfin, la dixième, du sol d'une cinquième plantation des environs.

Les colonies avaient une couleur blanche lorsqu'elles étaient encore petites, mais, à mesure qu'elles vieillissaient, elles prenaient une teinte jaunâtre et devenaient en même temps un peu transparentes.

La bactérie en question avait la forme d'un bâtonnet assez court, d'une largeur de 0.6 à 0.7 μ; la longueur des individus libres était de 1.0 μ environ, tandis que, après leur division, les deux individus encore rattachés mesuraient 1.85 en longueur.

La bactérie ne se développait pas trop bien sur l'agar ($1^1/_2$ pour cent) additionné de peptone, de chlorure de sodium et d'extrait de viande LIEBIG. Elle poussait mieux sur la gélatine (de 12 pour cent [1])), mais elle la liquifie peu à peu: ainsi pendant le cours de la seconde journée les colonies s'enfoncèrent de plus de 6 millimètres dans la gélatine. Pour éviter les deux inconvénients de l'emploi de l'agar et de la gélatine seule, je préparais ordinairement un mélange de $1^1/_2$ pour cent d'agar avec 9 pour cent de gélatine, parfois avec 6 pour cent de glycérine pour ralentir l'exsiccation du milieu de culture.

Les cultures furent gardées dans une armoire spéciale dans le laboratoire, mais sans chauffage, puisque la température de l'air n'y variait qu'entre 22 à 30 centigrades.

Ayant ainsi à ma disposition les 10 cultures mentionnées, il fallait prouver que c'était vraiment cette bactérie-là qui provoque les changements décrits plus haut dans les tissus de l'*Erythrina*. Pour ces expériences, j'avais donc besoin de plantes saines, qui devraient être inoculées avec ces cultures.

La manière la plus facile de multiplier l'*Erythrina* consiste en l'emploi de boutures, puisque ses branches coupées, même les très fortes, développent bien vite des racines. Ce moyen était d'autant plus approprié à mon but, que j'avais besoin de plantes à bois secondaire.

Cependant cette manière d'agir ne me fournit pas les objets dont j'avais besoin, puisque les plantes ainsi cultivées pouvaient aussi être malades. Car j'appris, quoique après la fin de ces expériences-ci, que non seulement les racines, mais aussi les branches sont attaquées par la maladie, et que celle-ci était

---

1) A dosage moindre, de 8 ou 10 pour cent, le mélange ne se solidifiait pas toujours suffisamment, après stérilisation dans l'antoclave, à la température ambiante de 25 centigrades environ.

tellement répandue sur l'île de Java, que je dus douter qu'il y eût un seul arbre entièrement sain sur toute l'île.

Les résultats des expériences, faites avec ces boutures, n'étaient donc rien moins qu'incontestables. Je ne les passerai cependant pas entièrement sous silence, parce qu'elles sont instructives sur un détail de la question, relativement à la propagation de la maladie dans la plante.

Pour la seconde série d'expériences, je cultivai, dans des pots, des plantes de graine, ayant soin de les bien nettoyer d'abord à l'eau et à une solution de sublimé corrosif, et de les planter dans des pots à terre ordinaire, stérilisés dans l'autoclave.

Parlons d'abord des expériences de la première série. Les branches, prises à l'un des arbres les plus forts du Jardin Botanique, mesuraient en épaisseur un centimètre au moins sur une longueur de 2 à 3 décimètres; les feuilles furent enlevées avant de planter les boutures. Lorsque leurs boutons axillaires se furent développés et eurent formé de fortes branches avec un nombre suffisant de feuilles, les tiges furent inoculées avec des bactéries des différentes cultures mentionnées. Pour cela, une entaille fut faite dans l'écorce, qui pénétrait jusqu'au niveau du cambium ou un peu au delà, et c'est dans la profondeur de cette plaie que les bactéries furent introduites. Après, elle fut fermée entièrement à l'aide d'une matière graisseuse.

Si les bactéries inoculées étaient vraiment les organismes pathogènes cherchés, elle devaient non seulement provoquer les altérations décrites dans les tissus ligneux, mais il était aussi probable qu'on pourrait obtenir de nouvelles cultures en infectant des tubes à agar stérilisés avec des parties de ce tissu malade, situées à quelque distance de l'endroit de l'infection. C'est aussi ce qui a été fait, et avec plein succès.

Dans cette série d'expériences, 7 plantes furent inoculées en 9 endroits, avec des bactéries provenant de 7 sources différentes: soit de 6 arbres et du sol. Dans tous les cas, les changements provoqués par ces infections avaient absolument le même caractère que ceux retrouvés dans les racines malades originales.

De 8 de ces neuf endroits, de 6 plantes, 17 tubes à agar

furent infectés de nouveau; 5 tubes restèrent stériles, tandis qu'il se développa sur les 12 autres des colonies, analogues à celles qui avaient servi auparavant à inoculer la plante. Les organismes, constituant ces colonies, avaient aussi l'aspect et les dimensions de celles décrites plus haut. Il était donc bien probable que les organismes inoculés s'étaient multipliés non seulement dans la plaie, mais aussi dans le tissu nouveau qui s'était développé après, et qu'ils s'étaient répandus aussi à travers les tissus, jusqu'à une certaine distance du point d'infection.

Il me paraît peu nécessaire de donner des descriptions détaillées de toutes ces expériences; il suffira, pour en faire connaître les résultats, de citer un ou deux cas des plus éloquents, auxquels d'ailleurs se rapportent quelques figures.

Ainsi la figure 1, Pl. XVI, représente la partie d'une section d'une des boutures, à l'endroit même de l'infection, soixante-dix jours après ce moment, comme elle se montrait après traitement à la solution de phloroglucine et ensuite à l'acide chlorhydrique. Le bord interne du bois se trouve en *i*; les couches externes manquent dans la figure. L'infection eut lieu au moyen d'une piqûre d'aiguille; la partie *p* est le tissu qui mourut à cause de l'infection même.

Le tissu teinté en rouge violet est le bois secondaire, avec les petits cercles, les vaisseaux; la partie laissée en blanc indique le bois malade où le „lignine" fait défaut dans les membranes; les vaisseaux y manquent aussi, de sorte qu'il ne consiste qu'en éléments assez courts.

La figure fait voir que le bois ancien, c'est-à-dire les couches en dessous de *c*, ne fut pas attaqué après l'infection, mais que le tissu récent seul avait subi des altérations, d'abord sur une zone assez large, laquelle se rétrécissait ensuite peu à peu vers l'extérieur. Les couches les plus jeunes du bois étaient cependant normales; l'influence pathogène ne s'étendait plus jusque-là.

L'influence de l'infection ne fut pas seulement visible à la hauteur du point d'inoculation, mais aussi plus haut et plus bas, où elle se faisait sentir sur 3 millimètres au moins.

La figure 2, même Planche XVI, représente un cas tout à fait analogue; la plante fut étudiée 50 jours après l'inoculation, et la section reproduite était située à 15 millimètres en dessus de l'endroit de l'infection. Son influence se fit sentir cependant encore plus haut: on la remarquait même à une distance de 30 millimètres, où le bord du bois était fortement rogné avec plusieurs petits îlots. Cela se trouvait cependant à un seul endroit situé en ligne droite au dessus du point d'infection; à côté, le bois était normal.

D'autre part, au niveau de ce point d'inoculation même, le bois était attaqué sur toute la circonférence. En dessous, on retrouvait les même caractères qu'en dessus, mais sensiblement moins forts.

Une troisième tige fut examinée 9 jours seulement après l'infection; les bactéries furent introduites au fond d'une entaille transversale, assez large. L'examen apprit qu'à deux millimètres en dessus le tissu attaqué formait à peu près un demi-cercle, à peu de distance du contour, mais en communication avec lui en plusieurs endroits par le moyen d'étroits rubans de cellules attaquées. Le tissu infesté était un peu plus large que l'entaille, de sorte que, même dans ces neuf jours, l'effet de l'inoculation s'était étendu vers le haut et aussi en sens latéral.

De plusieurs des boutures ainsi infectées, il fut fait des cultures sur l'agar, avant l'examen microscopique, comme par exemple du tissu malade des figures 1 et 2 de la Planche XVI. Le nombre de ces cultures montait à 16, desquelles 5 ne donnèrent pas de résultat puisque l'agar resta stérile. Sur les couches nutritives des 11 autres tubes, il se développa des colonies, d'aspect analogue à celles d'auparavant, et formées par des bactéries de forme et de dimensions égales à celles des organismes inoculés. Les inoculations furent faites de 8 endroits d'infection, de 6 boutures, de 5 à 83 jours après l'infection de la plante, et à une distance de 4 centimètres au dessus à 3 centimètres au dessous du point d'infection.

Aucune de ces cultures ne se manifesta comme impure.

Nous avons déjà relevé que ce n'est qu'au cours même

de ces expériences que nous apprîmes que la maladie des *Erythrina* était tellement répandue sur toute l'île de Java, que même l'arbre qui, dans le Jardin Botanique, me fournit des branches pour les boutures avait des racines malades; il était cependant assez grand et fort et d'aspect à peu près normal quant aux tiges et aux feuilles.

Cela faisait que les résultats des inoculations des plantes, cultivées de ces boutures, n'étaient plus concluants et que je dus les recommencer avec des plantes tout à fait saines.

Pour me les procurer, je les cultivai de graine et en pots à fleurs, ayant la précaution de chauffer préalablement le pot avec la terre dans l'autoclave à une température de 120 à 130 centigrades pendant une heure, afin d'y tuer les organismes. Dans la plupart des cas ce chauffage suffit, non seulement parce que les plantes n'eurent pas ou excessivement peu à souffrir de la maladie, mais aussi parce que dans la terre chauffée il ne se développa pas de tubercules radicaux.

Pour prouver d'une manière encore plus concluante que les plantes cultivées de graine (d'abord nettoyées à l'eau et à une solution de sublimé corrosif) sont infectées par la voie des radicelles, quelques-uns des pots ne furent pas stérilisés, tandis qu'il fut ajouté à la terre d'autres parmi eux, après stérilisation, plusieurs tranches minces de racines vivantes, mais malades, provenant d'un arbre du Jardin.

Les jeunes plantes poussèrent très bien, aussi dans la terre stérilisée. Entre plusieurs racines de ces plantes, il n'y eut qu'une seule radicelle qui ait été tout de même affectée, quoique très peu. La partie malade ne s'étendait que sur quelques parties du tissu fort petites en largeur, dont aucune n'atteignait la racine principale. La figure 7, Pl. XV, représente la section de cette racine: les quatre petites taches blanches près du centre sont les seuls endroits malades.

Les racines, au contraire, qui avaient poussé dans la terre non stérilisée, furent assez fortement attaquées, comme le montre la figure 6, Pl. XV, ainsi que celles provenant de la terre stérilisée et infectée après avec des tronçons de

racines; la figure 8, même planche, en donne la reproduction.

A l'âge de 4 mois, les plantes avaient une hauteur de 20 à 30 centimètres, et leur tige mesurait de 8 à 11 millimètres en épaisseur. C'est alors qu'elles furent inoculées avec des cultures de bactéries, provenant de celles employées antérieurement; je les étudiai ensuite de $^1/_2$ à 2 mois $^1/_2$ à partir de ce moment. Avant de les inoculer, je mesurai l'épaisseur de la tige à la hauteur de l'infection, et je les mesurai une autre fois avant l'étude microscopique; la différence me fit connaître l'accroissement en épaisseur, ce qui me mit à même de juger si seul le bois nouveau, ou si le bois formé avant l'inoculation devenait malade aussi.

Les résultats de ces expériences étaient concordants avec les précédents sur tous les points essentiels. La couche de bois nouvellement formée montrait un caractère différent seulement dans le voisinage du point de l'infection: là il s'était formé un tissu ligneux, mais sans vaisseaux, composé d'éléments assez courts, (une sorte de bois de cicatrice) mais dont les membranes n'étaient pas lignifiées. Ce tissu était, sur coupe transversale, plus large que l'entaille pratiquée dans l'écorce pour introduire les bactéries jusqu'au niveau du cambium, et il s'étendait aussi sur une certaine distance au dessus comme au dessous du point d'infection. La limite entre le tissu nouveau et le bois ancien avait la forme d'une ligne à peu près circulaire; vers l'extérieur, le tissu malade s'était rétréci assez vite, pour être remplacé par un bois de structure normale. La figure 3, Planche XVI, représente la moitié d'une coupe pratiquée à 3 millimètres au dessus d'un point d'infection; la ligne *ac* divisait le tissu malade en deux parties presque égales.

Après le moment de l'infection, la couche de bois s'était épaissie sur 1 millimètre et demi, ce qui correspond très bien à la distance *bc* de 16 millimètres environ dans notre figure, qui a été dessinée avec un grossissement de 11 fois. Cela prouve que c'était la couche *bc*, formée après l'infection, et que ce n'était par conséquent que la première partie du bois déposée après ce moment, qui devenait malade. Il pourrait paraître étrange

que dans ces expériences le bois nouveau seul fût infecté et que les organismes n'affectassent pas les couches antérieures. Mais, en présence de ce fait, il faut tenir compte de ce que la maladie ne procède que fort lentement en sens radial et aussi de ce que la manière d'infection est tout autre que dans la nature.

Toutes les autres expériences donnèrent des résultats analogues, ce qui me permet, me semble-t-il, d'affirmer avec plus de certitude qu'auparavant, que c'est bien le microbe soupçonné qui doit être regardé comme la cause de la maladie de l'*Erythrina*.

Je pourrais terminer ici l'exposé de mes recherches, desquelles nul mieux que moi ne connaît les lacunes, mais il me reste encore à parler de quelques questions principales qui se sont offertes pendant cette étude.

Ce qui me frappa beaucoup, après avoir visité plusieurs plantations de caféiers, c'est l'ubiquité de la maladie. On n'avait qu'à regarder la couronne des arbres pour se convaincre que pas un n'avait échappé à l'infection; en outre, l'examen microscopique démontrait que, quoique les racines ne fussent pas toutes attaquées, il n'y avait cependant aucun arbre dont toutes les racines étaient saines. Au commencement, lorsque je ne connaissais pas encore les détails de la maladie, cela m'étonnait beaucoup, mais lorsque je sus que les radicelles sont infectées par des organismes qui résident dans le sol (du moins dans les plantations) et qui remontent jusque dans les branches, il me fut facile d'expliquer la généralité de la maladie. Car le seul moyen de propagation qu'on employe dans la pratique est celui des boutures; donc si on plante des branches malades, les radicelles le seront aussi, quand elles meurent elles infectent le sol, et les autres radicelles saines seront infectées par cette voie; aussi, depuis les plusieurs dizaines d'années que la culture du caféier a été pratiquée sur les mêmes terrains, tous les arbres sont-ils infectés.

Une seconde observation se rapporte à la progression de la maladie dans la plante.

Nous avons déjà vu (p. 178) que la maladie s'étend peu à peu dans le bois, le plus vite en sens longitudinal, moins vite tangentiellement, très peu ou pas du tout en sens radial, et que cela est en rapport avec la circulation plus ou moins facile de l'eau à travers les éléments du bois dans ces diverses directions. En sens longitudinal, elle procède surtout en haut, mais peut-être aussi en bas, quoique dans la marche ordinaire de l'infection la première voie soit la plus commune, sinon la seule.

Dans le cas d'infection artificielle à un certain point de la tige p. e., comme dans les expériences que nous venons de décrire (p. 182 et suivantes), la maladie peut s'étendre librement dans les deux directions, et c'est alors qu'on observe qu'à une même distance vers le haut et vers le bas les changements que subissent les tissus sont plus grands au dessus du point d'infection qu'au dessous.

Les figures de la planche XVII sont là pour prouver ce progrès plus rapide dans le sens ascendant.

Les deux figures 1 *a* et 1 *b* cependant ne sont là qu'à titre de comparaison. Puisque toutes les autres figures ont rapport aux expériences avec les boutures (voir p. 182) et que je n'appris que plus tard que l'arbre auquel je les avais prises était malade lui même, j'ai ajouté à ces figures les deux premières citées, qui représentent le contour du bois des branches du même arbre; la figure 1 *a* représente un endroit où les irrégularités étaient le moins fortes, comme on le retrouvait dans la plupart des branches; tandis qu'elles n'étaient en aucun endroit plus fortes que dans la figure 1 *b*. Les rognures etc. visibles dans les autres figures de la même planche, toutes plus fortes même que celles de cette figure 1 *b*, doivent donc être mises sur le compte de l'infection artificielle de ces boutures.

Je voudrais cependant appeler l'attention sur le fait que les figures 2 *a* et 2 *c*, 3 *a* et 3 *b*, 4 *a* et 4 *b*, 5 *b* et 5 *c* représentent des coupes à distance égale en dessus et en dessous du même point d'infection; ainsi 2 *a* à une distance de 1.5 centimètre en dessus, 2 *b* à 1.5 centimètre en dessous, etc. (voir aussi l'explication de la planche).

Si l'on compare ces figures deux à deux entre elles, 2*a* avec 2*c* etc., on verra partout que c'est la première, donc la figure supérieure, qui montre les altérations les plus intensives; la différence est très grande surtout dans les figures 3*a* et 3*b*.

Ces figures prouvent que sans doute le processus de la maladie dans le bois va surtout et plus vite en direction ascendante.

Nous avons cependant parlé aussi (voir p. 159) des observations, peu nombreuses, où la maladie en question se manifestait aussi dans l'écorce, et nous avons vu que dans ce tissu les changements procèdent de haut en bas.

Je ne saurais en dire plus, puisque le nombre des observations était bien insuffisant, mais je voudrais tout de même diriger l'attention sur ce point, vu que j'ai observé un phénomène analogue aussi ailleurs. Celui-ci se rapporte à une des maladies du muscadier que j'ai étudiées et décrites en langue hollandaise, il y a quelques années. La maladie en question fait mourir un arbre, grand et fort, à un moment imprévu, dans le cours de très peu de temps. Souvent toutes les feuilles de l'arbre se flétrissent en une seule nuit, ou dans le cours d'un ou deux jours, et meurent ensuite. La flétrissure procède du haut en bas; ainsi on peut même parfois arrêter le cours de la maladie si on coupe à temps toute la partie supérieure attaquée de l'arbre. Très rarement, la maladie s'arrête d'elle-même à mi-chemin, mais alors aussi toute la partie inférieure reste saine.

La maladie est toujours accompagnée d'un changement de couleur des couches internes de l'écorce, qui se communique ensuite aux couches externes, quoiqu'on voie la décoloration seulement sur les jeunes pousses, à cause du liège qui revêt les branches et le tronc du muscadier.

Je n'ai pas réussi à reconnaître la cause de la maladie surtout parce qu'elle ne fait ses victimes que dans la saison pluvieuse, et que je n'ai pu visiter les plantations que dans la saison sèche.

Ce que j'ai observé dans le cours de mon étude sur cette maladie, et ce qui se rapporte à sa progression

descendante dans l'écorce, a été décrit dans ces termes [1]):

„Une preuve très concluante que la maladie procède dans l'écorce surtout en direction descendante, me fut livrée par un muscadier dont la partie supérieure mourut quelque temps avant mon arrivée.

„Le sommet de l'arbre, d'une hauteur de 4 mètres, était mort sur une longueur de 1 mètre $^1/_2$ environ; les feuilles étaient sèches. L'écorce aussi était morte; elle avait à l'intérieur une couleur noirâtre qui descendait du sommet jusqu'à ce qu'elle s'arrêtât en partie à l'implantation de deux branches opposées, qui étaient encore vivantes. Leurs bases avaient empêché la progression de la maladie, quoique seulement en ces points, de sorte qu'entre les deux l'écorce morte descendait encore plus bas, comme deux rubans noirs, alternant avec deux autres rubans de couleur verte normale, mesurant 5 et 8 millimètres en largeur. Ces deux derniers étaient situés en ligne droite en dessous des deux branches. Encore plus bas, les rubans malades devenaient de plus en plus étroits, de sorte qu'à une distance de 60 centimètres de ces branches ils étaient très étroits et qu'en dessous l'écorce était saine tout autour.

„Les deux branches, encore vivantes, n'étaient pas malades, quoique l'écorce à la base commençât aussi un peu à se noircir, mais seulement au côté supérieur. Le courant de la maladie (qu'on me permette pour un moment l'emploi de cette expression) avait donc été divisé en deux par les branches, mais ayant été arrêté à leur implantation, le courant remontait un peu dans l'écorce de ces branches, qui lui offraient résistance".

Cette observation est donc bien analogue à celle faite chez l'*Erythrina*, ce qui m'amène à supposer qu'il y a dans les deux cas une substance, soluble, qui ne se présente que dans les cellules malades, et qui procède dans l'écorce assez vite (relativement) vers le bas et un peu aussi à côté.

Je ne puis m'empêcher de supposer que les symptômes connus

1) De nootmuskaatcultuur in de Minahassa en op de Banda-eilanden. Mededeelingen uit 's Lands Plantentuin, 1898, n°. XXVIII, p. 92.

dans l'écorce, causés par la „sève descendante" des anciens physiologues, y jouent quelque rôle, d'autant plus qu'il y aurait lieu de supposer que le principe général d'une telle „sève", mais sous une forme tout à fait différente, pourrait bien s'expliquer si on réussissait à prouver l'existence d'une polarité basipétale dans les cellules de l'écorce [1]).

En troisième lieu, je voudrais rappeler le fait, déjà signalé, que longtemps avant la mort des cellules le „lignine" peut disparaître de leurs membranes. J'ai parlé, par exemple, plus haut (pag. 165) d'une racine de plus de 2 mètres, d'une épaisseur moyenne de 3 centimètres et demi, qui, paraissant entièrement saine, était malade jusqu'au centre, comme le fait voir la figure 7, Pl. XVI. Presque toutes les cellules du parenchyme ligneux et des rayons médullaires avaient perdu le „lignine" de leurs membranes, mais toutes étaient néanmoins encore vivantes. Il est bien permis d'en conclure que ces cellules remplissaient encore toutes leurs fonctions même après la perte du „lignine" et des couches d'épaississement.

Plusieurs observations, ainsi que le fait que l'infection de tubes à gélatine, infectés de racines assez gravement attaquées, restait parfois stérile, m'ont fait présumer qu'il n'est pas nécessaire que les organismes pathogènes décrits se trouvent partout où les tissus montrent la perte du „lignine" et la disparition des couches d'épaississement.

Il me paraît plutôt probable que ces changements sont souvent effectués indirectement par les organismes, de manière que ceux-ci produisent des substances qui, même en solution très faible, amènent les suites connues. On a donc probablement affaire ici à des bactéries qui sécrètent deux enzymes: l'une qui amène la séparation du „lignine" du cellulose des couches d'épaississement, une hadromase, comme l'appelle entre autres M. CZAPEK, et une

1) J. M. JANSE, Onderzoekingen over polariteit en orgaanvorming bij *Caulerpa prolifera*, Kon. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam, Verslag der Vergadering van 9 November 1904, pag. 379 (Traduction anglaise, pag. 434); et: Ueber Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera*, Pringsheim's Jahrbücher, 1905, Bd. 42, p. 394.

autre, une cellulase, ayant une action dissolvante sur la cellulose, après qu'elle est devenue libre dans ces mêmes couches [1]).

Si on admet ensuite que ces deux enzymes sont transportées en haut dans le bois par le moyen du courant de l'eau, ce tissu peut subir des changements, même à des endroits assez éloignés de celui où vivent les organismes pathogènes. Cela expliquerait en même temps pourquoi les faits, mentionnés relativement à la progression de la maladie dans les trois directions du bois, sont tout à fait concordants avec la communication plus ou moins facile de l'eau entre les divers éléments du bois dans ces mêmes directions.

Il aurait été bien intéressant d'étudier les organismes en question en cultures pures quant à leur faculté de sécréter une ou plusieurs enzymes. J'avais seulement commencé de telles expériences lorsque je dus terminer cette étude.

La sécrétion des deux enzymes expliquerait donc la disparition du „lignine" et des couches d'épaississement, mais elle n'explique cependant pas pourquoi il y a toujours des éléments, lignifiés et épaissis, qui ne subissent pas l'influence de ces substances. On se rappellera que jamais les parois des vaisseaux, ni les parois primaires des fibres ligneuses, ni même les couches de cellules de parenchyme ligneux qui entourent ces vaisseaux et ces fibres, ne subissent de changement.

Il n'est pas admissible de supposer que les enzymes ne parviendraient pas jusqu'à eux, puisqu'on les suppose être transportées par le courant d'eau, auquel sans aucun doute les vaisseaux et toutes les cellules vivantes du bois prennent part; cela est d'autant moins probable que souvent les couches d'épaississement des fibres, qui contiennent de la cellulose seule, disparaissent, sans doute sous l'influence de la cellulase.

Or, puisque la cellulose des membranes lignifiées n'est dissoute qu'après la disparition du „lignine", il faut bien admettre qu'il

---

1) M. CZAPEK a démontré que plusieurs champignons qui habitent le bois produisent au moins deux enzymes, une hadromase et une cytase ou cellulase: Ber. d. d. bot. Gesellschaft. 1899, T. 17. pag. 168 (voir aussi: CZAPEK, Biochemie der Pflanzen, 1905. I, p. 293).

existe une différence entre la lignification des parois des vaisseaux, des fibres ligneuses et des cellules de parenchyme ligneux entourantes, d'une part, et celle des autres cellules de ce parenchyme et des rayons médullaires, d'autre part.

Cette supposition serait certainement à peine admissible si les nombreuses études sur les membranes lignifiées n'avaient pas démontré que la cause de ce que nous appelons la „lignification" n'est pas la même dans les divers cas. Car nous ne jugeons de la „lignification" que d'après le résultat de certains réactifs, et ces liquides ne sont cependant pas des réactifs sur le „lignine", parce qu'un assez grand nombre de corps organiques donnent des colorations analogues, de sorte que ces méthodes sont peu suffisantes pour nous faire juger s'il existe des différences entre les diverses membranes lignifiées.

Une dernière raison qui rend probable qu'une telle différence existe réellement, du moins chez l'*Erythrina*, me fut fournie par l'observation du progrès de la lignification dans les couches nouvelles du bois. Nous avons déjà parlé plus haut (pag. 169) de la figure 10, Pl. XIII; elle montre que les parois des jeunes vaisseaux et des cellules contigues sont lignifiées plus vite que celles un peu plus âgées, ce qui se pourrait expliquer aussi en admettant que la lignification des vaisseaux etc. était due à une autre substance que celle des éléments du parenchyme ligneux des rayons médullaires, et que la seconde se forme un peu plus tard que la première.

Leyde, Septembre 1905.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes les figures se rapportent à l'*Erythrina* spec.

v. = vaisseau.
f. l. = fibre ligneuse.
p. l. = parenchyme ligneux.
c. = cambium.
r. m. = rayons médullaires.
m. = tissu ou cellule malade.

PLANCHE XII.

Fig. 1—5. Dessins d'après cinq photographies de branches de l'*Erythrina*, toutes réduites à environ $^1/_{15}$ de la grandeur naturelle.

Fig. 1. Branche normale (page 157), $^1/_{17}$.

Fig. 2—5. Branches en quatre stades, de plus en plus graves, de la maladie. La ramification augmente, les bourgeons secondaires, tertiaires etc. se développent et les feuilles deviennent de plus en plus petites (page 157), $^1/_{15}$.

Fig. 6. Rameau avec un grand nombre de petites branches et des bourgeons qui se sont développés un peu, mais qui mouraient après (page 158), $^2/_3$.

PLANCHE XIII.

Fig. 1. Tronçon d'une racine, morte de la maladie, montrant le »pinceau" de vaisseaux et de fibres ligneuses, enclos dans la couche mince de liège, le seul reste de l'écorce (pages 155, 162, 167), $^1/_1$.

Fig. 2. Coupe transversale d'une racine morte, malade seulement au centre, où il y a un »pinceau" analogue à celui de la figure précédente (pages 155, 162, 167, 175), à un grossissement de 1 fois $^1/_2$.

Fig. 3. Coupe à travers une autre racine morte, dans laquelle la maladie avait causé plusieurs fissures irrégulières dans le bois (pages 155, 162, 167, 175), $^2/_1$.

Fig. 4. Coupe à travers une racine malade mais vivante; le tissu attaqué du bois avait la forme d'un anneau, qui se détachait des parties saines par sa teinte foncée; (pages 155, 175), $^1/_1$.

Fig. 5. Coupe longitudinale de la même racine (pages 155, 178), $^1/_1$.

Fig. 6. Une partie de la figure 4, marquée par ×, à un grossissement de 10 fois. La couleur rouge-cerise indique ici, comme dans toutes les autres figures, les parties lignifiées; elle est choisie d'après la teinte que leur donne la phloroglucine avec l'acide chlorhydrique. Les parties incolores indiquent le tissu attaqué (pag. 163, 169).

Fig. 7. Coupe transversale d'une racine malade, montrant les »îlots" lignifiés (composés d'un vaisseau, ou de fibres ligneuses, ou d'une combinaison des deux, entourés de cellules de parenchyme ligneux intactes) au milieu du tissu attaqué, non plus lignifié, à parois minces et arrondies (pages 162, 167, 168), $^{150}/_1$. *s.* = tissu normal.

Fig. 8. Partie centrale d'une coupe à

travers une racine comme celle de la figure 1. La racine avait été imprégnée préalablement de paraffine, de sorte que les parties, qui étaient séparées par la désorganisation du tissu intermédiaire, se trouvent à leur place originale (pages 167, 168), $^{125}/_1$.

Fig. 9. Partie de coupe à travers la racine de la figure 2, représentant une partie d'un groupe de fibres ligneuses et les cellules de parenchyme ligneux voisines; elle se trouvaient toutes dans la partie unie du bois, mais tout près du centre dissous. Les fibres ont les membranes primaires lignifiées et un peu épaissies, mais les couches internes cellulosiques ont disparu. Elles étaient cependant encore présentes dans les parties plus externes de la même coupe (page 168), $^{300}/_1$.

Fig. 10. Coupe transversale d'une partie du contour du tissu ligneux de racine normale, après traitement à la phloroglucine de l'acide chlorhydrique. Les parois des deux vaisseaux (v^1), ainsi que les membranes contigues, sont tout à fait lignifiées, ainsi que le tissu interne; entre elles il y a des membranes qui sont lignifiées incomplètement (pages 169, 193), $^{120}/_1$.

Fig. 11. Racine malade, coupée en long, avec les trois bouts de cette racine, vus sur coupe transversale. Le tissu malade *m* a une teinte plus foncée, comme dans la racine même (pages 175, 177), $^1/_1$.

PLANCHE XIV.

Fig. 1—9. Coupes de la racine et de la tige, à diverses hauteurs, d'une plante cultivée de graine dans un sol non stérilisé.

Les coupes 1 et 2 passent à travers la racine; à la hauteur de la coupe 3 se trouvait la limite entre la racine et la tige, les autres ont rapport à la tige. Toutes les coupes à agrandissement égal de $^{10}/_1$. (pages 163, 168, 172, 177). x = limite de la moelle, a = centre de la racine.

Fig. 10. Reconstruction schématique de la plante, sur coupe longitudinale d'après les figures précédentes. La largeur de la figure est de grandeur nature, mais la longueur a été réduite à un quart.

Les lignes un peu larges indiquent les tissus malades. Les chiffres à côté, entre parenthèses, correspondant aux figures précédentes, montrent les endroits où ces coupes ont été faites (pages 172, 177, 178).

Fig. 11. Coupe longitudinale à travers une forte racine, avec racine latérale, et l'aspect des deux bouts de ce tronçon; I et II endroits malades dans le bois (pages 172, 178), $^1/_1$.

PLANCHE XV.

Fig. 1. Partie d'une coupe à travers une racine, mesurant 10 millimètres en épaisseur; elle était malade jusqu'au centre, mais la structure du bois n'avait rien d'anormal (pages 168, 169), $^{47}/_1$.

(Pour ne pas confondre les cavités des vaisseaux avec les endroits malades, que la réaction à la phloroglucine laisse incolores, ceux-ci aussi ont été coloriés ici, comme d'ailleurs dans toutes les figures suivantes).

Fig. 2. Coupe d'une racine de 18 millimètres, malade jusqu'au centre, comme la précédente. Les couches ultérieures du bois étaient sensiblement anormales, montrant un nombre plus grand de vaisseaux de petit diamètre (pages 168, 169), $^{47}/_1$.

Fig. 3. Coupe d'une racine de 13 millimètres, malade au contour et au centre. A la hauteur de *m*, il se trouve un anneau un peu interrompu de tissu attaqué, auquel touche un anneau de tissu ligneux (*n*), qui seul montre un

grand nombre de petits vaisseaux (pages 168, 170), $^{36}/_{1}$.

Fig. 4 et 5. Coupes à travers un tronc de 65 millimètres d'épaisseur, au niveau d'un endroit où l'écorce était d'un côté brune et molle, et de l'autre côté verte et turgescente. La figure 4 représente le contour du bois sous la partie brune, morte, la figure 5 sous la partie verte, opposée à la partie brune (pages 168, 170, 176), $^{28}/_{1}$.

Fig. 6, 7 et 8. Coupes de racines de trois plantes cultivées dans des pots à fleurs, dans des conditions différentes (page 185, 186):

La plante de la figure 6, ayant des racines toutes malades comme celle-ci, avait germé dans de la terre non stérilisée. $^{35}/_{1}$.

Celle de la figure 7, ayant aussi les racines toutes infectées, avait poussé dans de la terre préalablement stérilisée, mais infectée ensuite par des tranches d'une racine vivante malade, $^{18}/_{1}$.

La plante de la figure 8, cultivée dans de la terre stérilisée, n'avait que cette racine-ci malade, attaquée seulement en quatre endroits très petits près du centre, $^{18}/_{1}$.

PLANCHE XVI.

Fig. 1, 2 et 3. Coupes de tiges de trois plantes infectées artificiellement avec des cultures pures.

Fig. 1. Coupe d'une tige (bouture) à la hauteur du point d'infection, (infectée par une piqure pénétrant jusqu'au niveau du cambium), 70 jours après l'infection. Les couches de bois en dehors de *a* ont été déposées après l'infection (pages 183, 184), $^{10}/_{1}$.

p tissu mort par la piqure, *x* limite de la moelle.

Fig. 2. Coupe analogue d'une autre tige (bouture) à 15 millimètres en dessus du point d'infection, 50 jours après l'inoculation (pages 184), $^{3}/_{1}$.

Fig. 3. Coupe de la tige d'une plante cultivée de graine en terre stérilisée, 10 millimètres en dessus du point d'infection, 50 jours après l'inoculation. Le mesurage de l'épaisseur de la tige à la hauteur du point d'infection, au moment de cette infection et avant l'examen de la plante, démontrait que c'était la couche *bc* qui correspondait à l'accroissement en épaisseur (page 186), $^{11}/_{1}$.

Fig. 4. Coupe représentant une partie d'une cellule du parenchyme ligneux, avec ses couches d'épaississement, et les parois de quatre cellules entourantes du même tissu ayant perdu ces couches (pages 166), $^{820}/_{1}$.

Fig. 5. Trois cellules du parenchyme ligneux normales (avec des ponctuations) et trois cellules analogues malades (*m*) à parois minces et flasques (page 166), $^{175}/_{1}$.

Fig. 6. Une cellule du parenchyme ligneux (*p. l.*) et deux cellules d'un rayon médullaire (*r. m.*), toutes à membranes minces non plus lignifiées. Dans deux des cellules, le protoplaste s'était contracté par l'action d'une solution de 4 % de nitrate de potasse; dans la troisième, qui mourut pendant la plasmolyse, seuls les grains d'amidon sont indiqués (pages 165, 166), $^{175}/_{1}$.

Fig. 7. Partie de coupe d'une racine, malade jusqu'au centre, qui avait cependant extérieurement l'air d'être tout à fait normale. C'est dans cette racine que se trouvaient les cellules de la figure précédente. Les fibres ligneuses sont un peu plus foncées (pages 163, 165, 191), $^{13}/_{1}$.

Fig. 8. Coupe transversale d'un endroit malade très limité, ne consistant qu'en six cellules, à membranes minces et flasques; autour se trouve du parenchyme ligneux inaltéré et ensuite des deux côtés des groupes de fibres ligneuses à parois très épaissies (pages 166, 168), $^{350}/_{1}$.

Fig. 9. Coupe transversale d'une partie de la paroi d'un vaisseau (*x*) et des

cellules contigues d'un endroit malade traitée à la solution de chlorure de zinc iodée. Les membranes de teinte grisâtre étaient lignifiées; la couleur bleue des autres, malades, montre que leur paroi consistait en cellulose (pages 164, 165), $^{350}/_{1}$.

Fig. 10. Coupe transversale d'une partie de bois malade, montrant la transition des cellules de parenchyme ligneux normales, à épaississements bien lignifiés, aux cellules malades à membranes minces. Entre les deux on trouve trois cellules (*i*) à épaississements amincis et peu lignifiés (page 163), $^{680}/_{1}$.

Fig. 11. Coupe longitudinale schématique (analogue aux figures 10 et 11, Planche XIV) d'une racine principale malade, avec racine latérale, avec cinq coupes transversales (I—V) à diverses hauteurs (pages 172, 174, 177, 178), $^{1}/_{1}$.

Fig. 12. La même coupe que V de la figure précédente, montrant le centre attaqué, la couche excentrique malade, et le contour du bois (pages 163, 174, 175, 178), $^{10}/_{1}$.

PLANCHE XVII.

Le contour d'une petite partie du bois de branches d'un même arbre, qui furent employées comme boutures, pour les expériences d'infection.

Fig. 1 *a* **et 1** *b*. Contour du bois des branches non inoculées; ces figures doivent servir à titre de comparaison pour les suivantes. Le contour de la grande majorité des branches de l'arbre ressemblait à la figure 1 *a*; jamais les irrégularités n'étaient plus fortes que celles de la figure 1 *b* (page 188), $^{21}/_{1}$.

Fig. 2 *a*, *b* et *c*. Coupes d'une même bouture à hauteurs diverses, environ 3 mois après l'infection (pages 168, 169, 183), $^{18}/_{1}$.

2 *a* passait à 1.5 centimètre en dessus du point d'infection.

2 *b* passait à 0.3 centimètre en dessus du point d'infection.

2 *c* passait à 1.5 centimètre en dessous du point d'infection.

Fig. 3 *a* **et 3** *b*. Coupes d'une seconde bouture à hauteurs diverses, 2 mois après l'infection (pages 168, 169, 189), $^{18}/_{1}$.

3 *a* passait à 1 centimètre en dessus du point d'infection.

3 *b* passait à 1 centimètre en dessous du point d'infection.

Fig. 4 *a*, *b* et *c*. Coupes d'une troisième bouture à hauteurs diverses, 5 semaines après l'infection (pages 168, 169, 188), $^{18}/_{1}$.

4 *a* passait à 1 centimètre en dessus du point d'infection.

4 *b* passait à 1 centimètre en dessous du point d'infection.

4 *c* passait à 3 centimètres en dessous du point d'infection.

Fig. 5 *a*, *b* et *c*. Coupes d'une quatrième bouture à hauteurs diverses, 10 semaines après l'infection (pages 168, 188), $^{18}/_{1}$.

5 *a* passait à 4 centimètres en dessus du point d'infection.

5 *b* passait à 2 centimètres en dessus du point d'infection.

5 *c* passait à 2 centimètres en dessous du point d'infection.

EINE NEUE ART DER STAMMESBILDUNG IM PFLANZENREICH (HEMITELIA CRENULATA METT.)

Von

J. C. SCHOUTE.

(Mit Tafel XVIII u. XIX).

In seinem anregenden Buch „Un botaniste en Malaisie" [1]), spricht MASSART an einer Stelle von „des Cyathea avec un tronc plusieurs fois ramifié" [2]), welche bei Kandang Badak (Gedeh, Java) im Urwald vorkommen sollten. Als ich März 1903 auf Tjibodas verweilte, fand ich auch alsbald die erwähnten Formen am angegebenen Ort, in unmittelbarer Nähe der Hütte auf Kandang Badak, welche dort den Reisenden als Nachtherberge dient.

Wo ich aber Baumfarne mit regelmässiger, anscheinend dichotomer Gabelung des Stammes, wie sie sonst bei den Baumfarnen aufzutreten pflegt [3]), zu finden erwartet hatte, da fand ich etwas ganz anderes.

Zwar waren es gewiss reich verästelte Baumfarne, wie ein Blick auf Tafel XVIII alsbald lernen wird, zugleich war es aber deutlich, dass von einer gabeligen Verästelung nicht die Rede sein konnte. Es lagen hier offenbar andere Verhältnisse vor als bei der sonstigen Verästelung, welche, wie ich angegeben habe [4]),

---

1) J. MASSART, Un botaniste en Malaisie, Gand 1895. Extrait du Bulletin de la Soc. roy. de botanique de Belgique, T. 34, 1895, 1ière partie.

2) l. c. S. 262 (114).

3) Notiz über die Verästelung der Baumfarne, siehe oben; vergl. dort Fig. 1.

4) l. c. S. 88.

durch frühes Austreiben der Seitenknospen innerhalb der Endknospe des Stammes entstehen muss.

Man sieht auf der Tafel in der Mitte einen einheitlichen säulenförmigen Stamm, der sich nach oben in eine grosse Zahl kleinerer Äste auflöst. Zur Erkennung der Grössenverhältnisse ist ein Eingeborener neben den Baum gestellt worden; die unteren Blätter sind sämtlich abgehauen. um das wenige Licht im Urwald so gut wie möglich ausnützen zu können, nur eines der kleinsten Blätter ist an dem Baum geblieben, um den Habitus der Blätter zu zeigen. Der Stamm des abgebildeten Exemplars hatte 30 cm über dem Boden einen Umfang von 201 cm. Eine solche Dicke wird, soviel mir bekannt, von keinem andern javanischen Baumfarn auch nur entfernt erreicht. Dieser Stamm löste sich nach oben in 33 Äste auf, so dass anderthalb Meter über dem Boden nur noch Äste zu finden waren. Von gabeliger Verästelung war nichts zu spüren. Bei der näheren Untersuchung stellte sich alsbald heraus, dass wir es hier mit einem höchst eigentümlichen Scheinstamm zu tun hatten, von einer Art, wie sie bisher im Pflanzenreich noch nicht beschrieben worden war. Zum besseren Verständnis werde ich zuerst die jungen Exemplare derselben Art beschreiben.

Ein unverästeltes Exemplar von $2^1/_4$ m Höhe wurde gefällt und mitgenommen [1]). Der Stamm, der auf 1 m sowie auf 2 m über dem Boden 23 bis 24 cm Umfang hatte, war an seinem unteren Ende von einer grossen Menge Wurzeln umgeben, welche alle vertikal nach unten gewachsen waren. Diese Wurzeln waren durch kurze, starre, horizontal gewachsene Seitenwurzeln zu einem dichten einheitlichen Geflecht zusammengewachsen. Bei den älteren Exemplaren findet man, dass durch Epiphyten und Humusbildung dieses Geflecht eine feste Masse bildet und äusserlich durch die Epiphyten einem Baumstamm sehr ähnlich wird. Die Wurzeln sind sehr kurzlebig, es gelang wenigstens nur mit Mühe, unter den vielen Wurzeln einzelne lebendige

---

1) Dieses Exemplar, sowie das zunächst zu beschreibende ältere Exemplar, befindet sich heute im botanischen Museum der Universität Groningen.

herauszufinden, von den meisten waren nur die harten spröden Zentralzylinder übriggeblieben. Gerade diese so gebildete Wurzelmasse ist es nun, welche die eigentümliche Bildung des Scheinstammes ermöglicht. Ganz wie bei *Hemitelia Junghuniana* und bei *H. latebrosa* finden sich nämlich an dem Stamme einzelne schwache Seitenknospen. Während diese Knospen bei den beiden genannten Arten aus den früher [1]) dargelegten Gründen sich aber niemals entwickeln können, dagegen höchstens ein kümmerliches Dasein fristen können, finden sie hier in dieser fest zementierten Wurzelmasse eine feste Stütze, eine genügende mechanische Befestigung. Dazu kommt noch dass die Äste schon von Anfang an in dieser Masse ebenfalls Wurzeln aussenden, was einerseits die Befestigung noch erheblich verstärkt, andererseits den Leitungsbedürfnissen des Astes entsprechen kann, sobald die Wurzeln den Boden erreicht haben; oder schon früher. Ohne diese Wurzeln wären die Leitungsbahnen in der schmalen Verbindungsstelle mit dem Hauptast schon bald gänzlich ungenügend. Die Äste, welche als Knospe vielleicht etwa $^1/_2$ cm dick sind, finden auf diese Weise Gelegenheit, ihren Scheitel schnell zu vergrössern, sodass ein junger Ast auf wenige cm oberhalb seiner Insertionsstelle schon einen Umfang von z. B. 10 cm zeigt.

Der Ast muss sich natürlich durch die feste Wurzelmasse einen Weg zum Licht bahnen, ehe er seine Blätter entfalten kann. Hierbei ist es ganz besonders merkwürdig, dass dabei der kürzeste aber zugleich schwierigste Weg eingeschlagen wird, d. h. der Ast wächst so lange horizontal nach aussen, bis er die ganze Wurzelmasse durchwachsen hat. Die horizontale Richtung ist aber, wie zu erwarten war, bei einer solchen aus vertikal laufenden Wurzeln zusammengekitteten Masse zugleich die Richtung des grössten Widerstandes; bei dem Zergliedern behufs näherer Untersuchung eines Teiles dieser Masse machte sich das auch bemerkbar. Der Ast wählt also die kürzeste aber schwierigste Richtung, die ihm zur Verfügung steht. Auf Tafel XIX *a*, von der ich unten noch sprechen werde, ist von drei

1) l. c. S. 90.

Ästen ein solcher Verlauf deutlich zu sehen, einer von den dreien hat den horizontalen Teil seines Weges gerade oder noch nicht ganz vollendet.

Sobald der Ast das Tageslicht erreicht hat, wendet er sich vertikal empor; die ausserhalb des Scheinstammes gebildeten Wurzeln machen dann alsbald den Eindruck, die Insertion des Astes liege niedriger, als es in Wirklichkeit der Fall ist. Vergl. die schematische Figur 1.

Ich werde jetzt das grosse mitgenommene, auf Taf. XIX abgebildete Exemplar beschreiben. Das Exemplar hatte neun blatttragende Äste. Es war also bedeutend kleiner als das auf Tafel XVIII wiedergegebene; das kleinere wurde mit Rücksicht auf den schwierigen Transport den Berg hinunter gewählt. Von dem mitgenommenen Exemplar wurden alle Äste auf einer Höhe von 127 cm abgehauen und im Urwald gelassen, nur einige Köpfe der stärkeren Äste wurden noch mitgenommen.

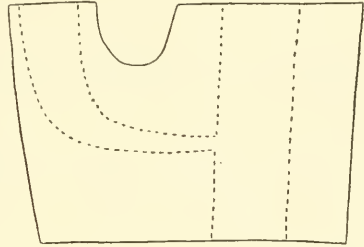


Fig. 1. Schematische Darstellung der Weise, wie die scheinbare Insertion eines Astes unterhalb der wirklichen liegen kann. Haupt- und Seitenast punktiert, Umriss der Wurzelmasse ausgezogen angegeben.

Der Scheinstamm wurde mit der Säge durch zwei horizontale Schnitte in drei Stücke zerlegt, welche 29, 28 bezw. 70 (das oberste) cm hoch waren. Auf Tafel XIX ist der Stamm wieder zusammengestellt, die zwei Trennungslinien sind aber noch sehr deutlich zu beobachten. Die drei mitgenommenen Köpfe sind auf die zugehörigen Äste gestellt; die zwei grössten, welche in der Natur nicht sofort auf dem oberen Ende des dritten Stammstückes gestanden hatten, sondern $2^1/_2$ bezw. 3 m höher, sind, um ihre Stellung einigermassen anzudeuten, auf kurze Stangen gestellt worden.

Das unterste von den drei Stücken zeigte an seiner Unterseite fast nur Wurzeln, nur war in der Mitte ein kleiner Ast zu sehen, der offenbar dort durchschnitten war (Fig. 2). Der Baum war also von den Kulies nicht genügend tief ausgegraben worden; nach den Aussagen des Mandurs des Berggartens, der

die Ausgrabung geleitet hatte, hätte dieser eine Ast aber nur einige cm tiefer im Boden gesteckt. An der Oberseite dieses Abschnittes des Scheinstammes waren dagegen drei Äste zu sehen (Fig. 3 *a*, *b* und *c*), während eine hohle Stelle (Fig. 3 *h*) den Platz eines abgestorbenen Astes angab.

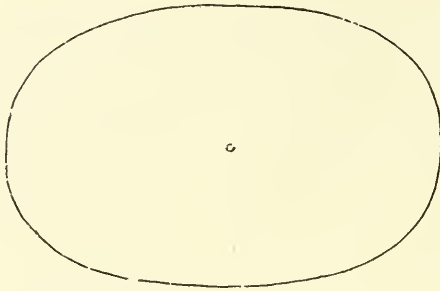


Fig. 2. Verhältnisse an der Unterseite des unteren Abschnittes des Scheinstammes des grossen Exemplares. Schematisch.

Das zweite Stammstück zeigte an seiner Unterseite natürlich ebenfalls diese drei Äste, an seiner Oberseite jedoch sieben Äste (Fig. 4) während noch zwei andere sich schon vom Scheinstamme losgetrennt hatten (Fig. 4 b_2 und c_1). In dieser Fig. 4 sind *a*, *b*

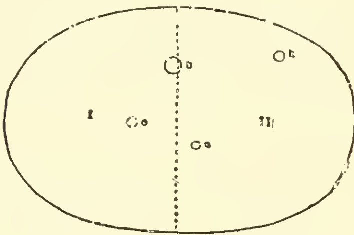


Fig. 3. Unterseite des zweiten Abschnittes des Scheinstammes.

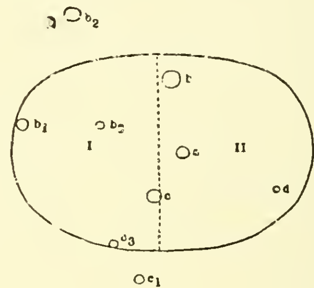


Fig. 4. Unterseite des dritten Abschnittes des Scheinstammes.

und *c* die nämlichen Äste wie in der Fig. 3; b_1, b_2 und b_3 sind drei verschiedene Seitenäste des Astes *b*; c_1 und c_3 von *c*, und der Ast *d* stammt entweder von *a* oder von *b*; wie das festgestellt wurde, werde ich zunächst beschreiben.

Das dritte Stammstück zeigte endlich keine Vermehrung der Äste, in ihm trennten sich die sieben Äste alle vollständig von einander los bis auf zwei, welche noch mehr oder weniger zusammengekittet blieben.

Zur näheren Untersuchung dieser Verästelung habe ich nun das zweite Stammstück, bei dem die Verästelung am lebhaftesten war, der Länge nach halbiert (nach der punktierten Linie in

Fig. 3 und 4) und von der einen Hälfte (in den beiden Figuren mit I bezeichnet) die Äste aus der Wurzelmasse herauspräpariert. In dieser zerzupften Hälfte fanden sich die Insertionen von fünf von den neun blatttragenden Ästen, während noch sechs kleinere Äste zu Tage kamen, die die Oberfläche des Scheinstammes noch nicht erreicht hatten. Diese kleinen Äste waren sämtlich viel dünner als die blatttragenden Äste; während jene etwa 3 bis 8 cm Durchmesser hatten, waren diese nur etwa 1 cm dick. Es war schwierig, die Insertionen der Äste ganz von der Wurzelmasse zu befreien und zu messen, sie mögen aber etwa $^1/_2$ cm breit gewesen sein.

Dass diejenigen Äste, die Raum und Licht hatten, ihre Endknospe längere Zeit vermehren konnten und somit immer dickere Stammabschnitte gebildet hatten, geht noch hervor aus folgenden Angaben. Die Querschnitte der drei oben mit *a*, *b* und *c* bezeichneten Äste waren in cm:

	a	*b*	*c*
auf der ersten Schnittfläche (29 cm über dem Boden):	3 × 2.5	5 × 4.5	3.5 × 3
» » zweiten » (57 » » » »):	4.5 × 4	6.5 × 5.5	4.5 × 4.5
» » dritten » (127 » » » »):	6.5 × 5.5	8 × 8	7 × 7

Die Querschnitte sind also in der betrachteten Strecke durchschnittlich etwa viermal so gross geworden.

Dasjenige, was von der Lage und der Verteilung der Seitenäste weiter zu beobachten war, habe ich in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Dabei sind *a*, *b* und *c* die nämlichen Äste wie in den Figuren 3 und 4; *h* ist der abgestorbene Ast (Fig. 3), *d* ist ein Ast, der entweder ein Seitenast von *a* oder von *b* ist; b_1, b_2, b_3 und c_1, c_2, c_3, c_4 sind die aufeinanderfolgenden Äste von *b* und *c*, soweit sie wahrgenommen sind, der Reihe nach von unten her bezeichnet; in gleicher Weise sind b_{11}, b_{12}, b_{13}, b_{14} und b_{15} fünf aufeinanderfolgende Äste von b_1; und b_{31} und c_{11} zwei Seitenäste von b_3 und c_1. Alle Angaben sind in cm gemacht worden.

Bezeichnung der Äste.	Lage der Insertion über dem Boden.	Austrittshöhe der Äste aus dem Scheinstamm.	Länge des verborgenen Stückes.	Länge des freien Aststückes.
a	zwischen 0 und 29	± 127	zwischen 98 und 127	± 300
b	» 0 » 29	± 85	» 56 » 85	42 + ?
c	» 0 » 29	± 127	» 98 » 127	± 250
h	» 0 » 29	± 49	» 20 » 49	verwest
d	» 29 » 57	± 67	» 10 » 38	60 + ?
b_1	auf 29	± 57	33	70 + ?
b_{11}	» 31	—	1	0
b_{12}	» 47	—	1	0
b_{13}	» 51½	—	3	0
b_{14}	» 53	—	3½	0
b_{15}	» 60	—	1	0
b_2	» 34	± 39	15	113
b_3	» 40	± 74	34	55 + ?
b_{31}	» 67	67	2	½
c_1	» 36	± 35	12	50
c_{11}	» 36	—	5	0
c_2	» 56	—	10	0
c_3	» 59	± 60	6	30
c_4	» 103	103	2	½

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, wie die Lage der Insertion eines Astes nur wenig Einfluss übt auf die Austrittshöhe aus dem Scheinstamm, wie auch wohl verständlich ist. Der erste Ast, der ursprüngliche Hauptstamm, den wir unter den Ästen *a*, *b* und *c* suchen müssen, ist von jeher vertikal gewachsen, tritt also hoch aus dem Scheinstamm heraus; die späteren Äste haben anfangs immer mehr horizontal zu wachsen gebraucht, so dass bei den jüngsten Ästen die Insertion und der Austrittspunkt in gleicher Höhe zu finden sind. Nach einiger Zeit rückt bei reichlicher Wurzelbildung des Astes der Austrittspunkt scheinbar ein wenig abwärts wie ich oben erläutert habe (in der Tabelle nur bei c_1), während bei starkem Wachstum des Scheinstammes der Austrittspunkt dagegen wieder höher zu liegen kommt.

Die in der Tabelle angeführten Äste sind ohne Zweifel nicht die einzigen welche anwesend waren; in den nicht zerzupften Teilen sind wohl mehrere unbeobachtet verborgen geblieben.

Von der Mächtigkeit der verschiedenen Äste kann ich noch folgende Messungen anführen (vergl. auch S. 158).

Auf der zweiten Schnittfläche (57 cm über dem Boden) waren die Querschnitte: d 3 × 2, b_1 3 × 3.5, b_2 5 × 5, b_3 3 × 2.5, c_1 3 × 3 und c_2 2 × 4 cm.

Der Umfang von Ast a auf 3 m war 28 cm, von b auf 2½ m 26 cm, derjenige der freien Enden von b_1 gleichmässig 13 à 14 cm, von b_3 15, von c_1 11, von c_2 12, und von d 14 cm. Wir sehen also, dass, nachdem die Äste eine Zeitlang ihre Knospen vergrössert haben, die Dicke schliesslich etwa stationär bleibt.

Diejenigen Seitenknospen, welche sich nicht zu blatttragenden Ästen entwickelt hatten, waren an allen Seiten der tragenden Äste inseriert. Diejenigen aber, welche sich richtig entwickelt hatten, standen alle schon von Anfang an mehr oder weniger genau an derjenigen Seite eingepflanzt, die der Oberfläche des Scheinstammes am nächsten war. Ob dies eine allgemeine Regel ist, lässt sich natürlich nicht an diesen wenigen Beispielen feststellen. Wenn es wirklich die Regel ist, dass nur die Knospen sich entwickeln, die an der Aussenseite des Stammes stehen, so wäre es allerdings interessant zu wissen, was die Veranlassung dazu gibt.

Steht nun diese *Hemitelia* in ihrer Stammesbildung einzig unter den Baumfarnen da? Die Auskleidung des Farnstammes mit einer dickeren oder dünneren Schicht einer ähnlichen Wurzelmasse wie bei dieser *Hemitelia* findet sich bei vielen Formen. Es wäre also nicht befremdend, wenn auch andere Formen in gleicher Weise Seitenknospen in dieser Schicht austreiben liessen.

Wirklich finden wir nun bei dem Geschlecht *Todea*, aus der entfernten Familie der *Osmundaceae* einen ähnlichen Fall. Ein Exemplar von *Todea barbata* Moore im Gewächshaus des Botanischen Gartens in Cambridge (Engl.) zeigte einen „Stamm", der offenbar ganz von einer Wurzelmasse gebildet war. Freilich war es kein regelmässiger zylindrischer Scheinstamm wie bei *Hemitelia*, sondern ein unregelmässiger Klumpen, der etwa ein m hoch, ein m dick und ½ m breit sein mochte. Auch waren

die Äste, etwa 10 oder mehr an der Zahl, nicht wie bei *Hemitelia* frei emporgewachsen; sondern auf der Aussenseite des Scheinstammes fanden sich an der Oberfläche die Köpfe der Äste, gleich Wurzelrosetten auf einem Erdklumpen. Zwei Köpfe fanden sich in halber Höhe auf dem Scheinstamm. Dass diese Bildung übrigens dem Scheinstamm *Hemitelia*'s entsprach, wurde noch deutlicher bei der Betrachtung eines Querschnittes eines solchen Scheinstammes von einer anderen Art, *Todea rivularis* Siebr., der sich in dem Botanischen Garten in Kew, in Museum N⁰ 2 ausgestellt fand. Dieser Querschnitt, der etwa elliptisch war (nach Schätzung 45 × 30 cm.) bestand wieder zum grössten Teil aus Wurzelmasse, während drei Äste von etwa 8, 8, bezw. 10 cm Durchmesser sich in dieser Masse fanden, also ganz wie bei *Hemitelia.*

In demselben Museum fand sich noch ein Querschnitt von einem Scheinstamm von „*Alsophila australis*", wo in einer Wurzelmasse die etwa 100 bei 70 cm Durchmesser haben mochte, zwei Äste von etwa 8 und 12 cm eingeschlossen waren. Falls diese *Alsophila australis* von einer anderen Art stammt als *Hemitelia crenulata* Mett. (was bei der herrschenden Konfusion in der Nomenklatur der *Cyatheeae* gar nicht feststeht) so wäre das Vorkommen desselben merkwürdigen Gebildes bei einer zweiten Cyatheeenart bewiesen.

In der vorhingenannten Notiz über die Verästelung der Baumfarne bin ich zu der Schlussfolgerung gelangt, dass die Seitenknospen von *Hemitelia Junghuniana* und *H. latebrosa* nur dadurch in ihrer Entfaltung gehemmt werden, dass die Ansatzstelle an dem Hauptstamm zu klein ist und dadurch die mechanische Festigung des Astes und zumal die Zahl der Leitungsbahnen ungenügend ist. Die eigentümliche Scheinstammbildung dieser dritten *Hemitelia*art liefert einen neuen Beweis für diese Folgerung: sobald den Knospen eine äussere Stütze geboten wird und sie die Gelegenheit haben, ihre Leitungsbahnen zu vermehren, wachsen sie zu förmlichen Ästen aus.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Bei einigen Baumfarnen — in schönster Ausbildung bei *Hemitelia crenulata* Mett. — kommt eine eigentümliche Scheinstammbildung vor.

2. Die Bildung dieses Scheinstammes wird veranlasst durch eine reichliche oberirdische Wurzelbildung, indem die ebenfalls bei anderen Hemitelien vorkommenden Seitenknospen in dieser Wurzelmasse mechanische Festigung finden und durch Wurzelbildung ihre Leitungsbahnen vermehren. Hauptstamm und Seitenäste werden dann durch die Wurzelmasse zu einem einheitlichen zylindrischen Scheinstamm verbunden.

Wageningen, Sept. 1905.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Tafel XVIII. Grosses Exemplar von *Hemitelia crenulata* im Urwald bei Kandang Badak, mit 33 Ästen.

Tafel XIX*a*. Mitgenommenes Exemplar mit neun blatttragenden Ästen, wieder zusammengestellt, nachdem aus der einen Hälfte des mittleren Scheinstammabschnittes die Äste herauspräpariert sind. *b*. Dasselbe Exemplar von der gegenüberliegenden Seite gesehen.

BOTANISCHE UNTERSUCHUNGEN AUS BUITENZORG. II.[1]

Von

HANS WINKLER.

Mit Tafel XX—XXIII.

---

7. *Ueber Parthenogenesis bei Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey.[2]

Die Untersuchungen der letzten 5—6 Jahre haben in überraschender Weise unsre Kenntnisse vom Vorkommen echter Parthenogenesis bei Blütenpflanzen erweitert. Zwar hat es noch von den Zeiten Schelvers und Henschels her stets eine kleine Anzahl von Angiospermen gegeben, für die man das Bestehen wenigstens facultativer Parthenogenesis vermutete; so z. B. bekanntlich für Mercurialis annua, Spinacia oleracea, Cannabis sativa u. a. Gewächse. Doch vermochten alle diese immer wieder auftauchenden Angaben einer näheren kritischen Prüfung nicht standzuhalten. Soweit ältere Untersuchungen darüber vorliegen, findet man eine gute ausführliche Zusammenstellung und sorgfältige Widerlegung bei Regel (859), der auch die ausgedehnte Caelebogyne-Literatur mit berücksichtigt.

---

1) Der erste Teil mit den Nr. 1—6 findet sich im 5. Bande der II. Serie dieser Annalen, p. 1—52.

2) Eine vorläufige Mitteilung über den Gegenstand dieser Abhandlung erschien im Dezember 1904 in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd 22 p. 574—580.

Seitdem galt die von A. Braun (856) entdeckte Parthenogenesis der Chara crinita lange Zeit hierdurch als einziges Beispiel dieser Erscheinung im Pflanzenreiche. Bei einer höheren Pflanze kannte man sie nicht.

Erst im Jahre 1900 wurde zum ersten Male durch Juel (900) bei einer Phanerogame, der Composite Antennaria alpina, echte Parthenogenesis sicher festgestellt, nachdem bereits Kerner (876) nachgewiesen hatte, dass diese dioecische Pflanze ohne vorhergegangene Bestäubung keimfähige Samen liefert. Schon Kerner selbst vermutete hier Parthenogenesis, doch wurde erst von Juel durch cytologische Untersuchung nachgewiesen, dass in der Tat der Embryo aus der unbefruchteten Eizelle entsteht. Seitdem ist das Gleiche neuerdings von Leavitt und Spalding (905) auch für Antennaria fallax und neodioica gefunden und für Antennaria canadensis und Parlinii wahrscheinlich gemacht worden.

Seitdem verging kein Jahr, in dem nicht ein neuer Fall von Parthenogenesis bekannt geworden wäre. Zuerst zeigte Murbeck (901), dass auch verschiedene Arten der Rosaceen-Gattung Alchimilla echt parthenogenetisch seien, eine Angabe, die neuerdings von Strasburger (904) durch umfangreiche Nachuntersuchung bestätigt und erweitert wurde. Es folgte Overton (902 und 904) mit dem Nachweise der Parthenogenesis bei der Ranunculacee Thalictrum purpurascens, nachdem schon vorher Day (896) beobachtet hatte, dass rein weibliche Exemplare von Thalictrum Fendleri auch bei Abwesenheit männlicher Pflanzen reichlich Samen ansetzten.

Ferner fand 1903 Raunkiaer (903), dass auch eine Reihe von Taraxacum-Arten unter Umständen, die eine Bestäubung ausschlossen, keimfähige Samen hervorbringen, und bald darauf stellte er in Gemeinschaft mit Ostenfeld (Ostenfeld und Raunkiaer 903) das Gleiche auch für zahlreiche Arten der Gattung Hieracium fest. Dass dieser Samenansatz infolge parthenogenetischer Embryobildung erfolge, war für Taraxacum phymatocarpum vermutungsweise schon von Andersson und Hesselman (900) ausgesprochen worden, wurde indessen exact erwiesen erst durch

die cytologische Untersuchung von Angehörigen beider Gattungen durch Murbeck (904).

Das sind, von der im Folgenden zu behandelnden Wikstroemia indica abgesehen, die Phanerogamen, bei denen bisher mit Sicherheit Parthenogenesis constatirt wurde. Ihnen reiht sich allerdings noch eine nicht unbeträchtliche Schaar von Pflanzen an, von denen mit mehr oder weniger grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden darf, dass sie zu parthenogenetischer Fortpflanzung befähigt sind

Da ist zunächst anzuführen, dass sich nach Treub (902) bei Ficus hirta Vahl die Keime auf parthenogenetischem Wege bilden. Auf Grund älterer Angaben von King (887) und Cunningham (888) wird man vermuten dürfen, dass dies auch noch bei anderen Arten der grossen Gattung Ficus der Fall sein wird, wenn auch Longo (905) neuerdings für die als fico ottato bezeichnete Varietät von Ficus carica nachgewiesen hat, dass bei ihr sich nur nach Bestäubung Embryonen ausbilden, wodurch die gegenteilige Vermutung Gasparrinis (846) sich erledigt.

Ebenfalls sehr wahrscheinlich ist das Bestehen echter Parthenogenesis bei der südamerikanischen Menispermacee Disciphania Ernstii, über deren Fortpflanzungsverhältnisse Ernst (886) berichtet. Der Fall verdient cytologische Nachprüfung.

Ferner wird von Bitter (904) angegeben, dass Bryonia dioica zu gewissen Zeiten parthenogenetische Embryonen hervorbringen könne, und das Gleiche auch für die ja seit langem parthenogenesisverdächtige Mercurialis annua behauptet. Für die letztgenannte Euphorbiacee, sowie für Cannabis sativa, Humulus lupulus und Spinacia oleracea bezeichnet auch Kirchner (905*a*, p. LIII) Parthenogenesis als nicht ausgeschlossen, und nach noch nicht abgeschlossenen Versuchen desselben Autors sind auch manche Sorten von Cucumis sativus nicht nur parthenokarp, sondern auch parthenogenetisch.

In allen diesen Fällen wird man vorerst noch das Resultat der cytologischen Untersuchung abzuwarten haben, da es sich dabei ja auch um Adventivembryobildung durch Sprossung von Nucellarzellen in den Embryosack hinein, um Keimbildung aus

einer Endospermzelle oder Ähnliches handeln könnte. Auch die Angabe von Lotsy (903) über Parthenogenesis bei Gnetum ula bedarf wol noch der näheren Untersuchung, ebenso der Fall von Euphorbia dulcis, von welcher Pflanze Hegelmaier (903) angibt, dass vielleicht neben Adventivembryobildung auch parthenogenetische Entwickelung des Eies selbst vorkommen möge, und die von Schnegg (902) ausgesprochene Vermutung, dass bei manchen Gunnera-Arten sich das unbefruchtete Ei zum Embryo entwickele.

Als erledigt kann wol die Annahme Eichlers (878 p. 415 Anm. 3) gelten, wonach bei Aucuba japonica Parthenogenesis vorkäme, da Lombard-Dumas (904) beobachtet hat, dass männliche Exemplare dieser Pflanze gelegentlich weibliche Blüten tragen. Das Umgekehrte, dass Eichlers l. c. citirte Beobachtung erklären würde, ist zwar nicht direkt constatirt worden, aber wol darnach auch leicht möglich. Ebenso ist die Vermutung Goebels (902 p. 794), dass Casuarina parthenogenetisch sein möge, durch den von Frye (903) erbrachten Nachweis von der Notwendigkeit der Bestäubung für diese Pflanze erledigt. Dagegen verdiente nähere Untersuchung die wol zuerst von Hurst (900) aufgestellte Hypothese, dass es sich bei den bekannten „faux hybrides" Millardets, die trotz erfolgter Bastardbestäubung lediglich der Mutter gleichen, um eine durch die Bestäubung ausgelöste Parthenogenesis handle (man vergl. darüber de Vries 903, p. 32, aber auch Gards (903) Angabe, dass doch auch bei faux hybrides von Vitis Charaktere des Vaters auftreten können sowie Godlewskis (906) Erfahrungen mit Bastarden zwischen Echiniden und Crinoiden).

Unter den Archegoniaten sind es lediglich einige Marsilia-Arten, bei denen Parthenogenesis vorkommt. Entdeckt wurde sie hier von Shaw (897), dessen Befund von Nathansohn (900) durch den interessanten Nachweis erweitert wurde, dass sich durch Temperatursteigerung der Procentsatz derjenigen Eier, die sich ohne Befruchtung entwickeln können, nicht unerheblich steigern lässt.

Zahlreicher sind die bei Algen bekannten Vorkommnisse von Parthenogenesis, worunter der altbekannte Fall der Chara crinita.

Doch möchte ich hier um so weniger auf Einzelheiten eingehen als kürzlich in OLTMANNS Algenbuch (905) die einschlägigen Tatsachen zusammengestellt wurden. Im Übrigen sei besonders auf die bekannten experimentellen Arbeiten von KLEBS verwiesen.

Auch bei Pilzen kommt es vor, dass an sich befruchtungsbedürftige Arten unter gewissen Bedingungen ohne Befruchtung entwickelungsfähige Oosporen liefern, so z. B. bei Achlya americana (TROW 899). —

Unter den höheren Pflanzen sind jedenfalls vorderhand Antennaria, Alchimilla, Thalictrum, Taraxacum und Hieracium die einzigen Gattungen, innerhalb deren Arten mit sicher constatirter Parthenogenesis vorkommen, und hier reiht sich die im Folgenden zu besprechende Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. an.

Diese Pflanze ist ein Strauch aus der Familie der Thymelaeceen, der im indisch-malayischen Gebiete nach GILG weit verbreitet ist, von mir aber nicht am natürlichen Standorte, sondern nur in einigen wenigen im buitenzorger Garten unter Nr. A. XXXII 18 kultivirten Exemplaren untersucht werden konnte. Diese sind in Buitenzorg aus Samen erzogen worden, der nach der freundlichen Mitteilung des Herrn Hortulanus WIGMAN vermutlich aus dem botanischen Garten zu Calcutta stammte.

Die äussere Morphologie der Pflanze ist die folgende (ich citire hier und im Folgenden gelegentlich wörtlich die Angaben der vorläufigen Mitteilung): Der etwa 1½ m. hohe dichtbuschige Strauch verzweigt sich falsch dichotomisch sympodial. Die gelblichgrün gefärbten, ziemlich unscheinbaren Blüten stehen in 4-bis 10-, meistens 6- oder 8-blütigen Inflorescenzen am Gipfel der kurzen Sprossglieder, die selten mehr als 6—8 Blattpaare entwickeln. Aus den Achseln der beiden obersten Blätter erheben sich die Bereicherungszweige, und da die Anzahl der Blattpaare eines Zweiges gewöhnlich eine grade ist, so kreuzen sich die Ebenen der aufeinander folgenden Zweig-Etagen des Sympodiums meist der Anlage nach unter rechtem Winkel. Der Blütenstand setzt die Dekussation der vegetativen Region fort, die Blüten entbehren der Vorblätter. Kelchblätter und Rezeptakulum sind gelb-

lichgrün gefärbt, Blütenblätter fehlen bis auf Rudimente; die Blüten sind vierzählig und zwitterig. Dem oberen Teile der Rezeptakulumröhre sind die 8 Staubgefässe in zwei miteinander alternirenden Kreisen eingefügt; die Mikrosporangien öffnen sich durch einen Längsriss. Der Fruchtknoten wird von einem einzigen Fruchtblatte gebildet mit einer grossen umgewendeten, mit 2 Integumenten versehenen Samenknospe; er trägt einen sehr kurzen Griffel, der von einer grossen weissen, kopfig-kugelförmigen, sehr papillösen Narbe gekrönt wird. Beim Schwellen der fleischigen Steinfrucht wird das in halbvertrocknetem Zustande persistirende Rezeptakulum seitlich aufgesprengt, häufig aber nicht ganz abgeworfen. Die reife Frucht ist rot gefärbt und enthält einen grossen Samen mit fleischigen Kotyledonen. Endosperm ist im reifen Samen nicht vorhanden.

Der Strauch blüht und fruchtet ununterbrochen das ganze Jahr hindurch [1]). Doch scheint der Fruchtansatz nicht immer gleich gross zu sein; wenigstens konnte ich beobachten, dass er im Mai merklich geringer war als im Februar. Ob das irgendwie mit äusseren Faktoren, etwa der grösseren Feuchtigkeit des Februar, in Zusammenhang zu bringen, oder als Ausdruck einer inhärenten Rhytmik in der Vegetationsweise des Strauches anzusehen ist, vermag ich nicht zu entscheiden. —

Was mir Veranlassung gab, die Fortpflanzungsverhältnisse der Wikstroemia indica näher zu untersuchen, war der bei einer gelegentlichen Untersuchung der Blüte hervortretende Umstand, dass der Pollen in sehr hohem Procentsatz abortirt war und trotzdem eine so ausserordentlich reiche Samenproduktion stattfand.

Ich untersuchte nun zunächst die Narben einer sehr grossen Anzahl von Blüten und fand wol hie und da, wenn auch nicht häufig, gute Pollenkörner an denen haften, die wahrscheinlich — da Insektenbesuch der ziemlich wenig auffälligen Blüten nicht

---

1) Ich selbst beobachtete ihn genau von Mitte Januar bis Ende Mai 1904; nach meiner Abreise waren Herr Dr. Jensen und Fräulein Wilbrink so liebenswürdig, die Beobachtung für mich mit dem oben angegebenen Resultate fortzusetzen, wofür ihnen auch hier nochmals bestens gedankt sei.

festgestellt werden konnte — von den höher als die Narbe inserirten Antheren auf die erstere herabgefallen waren. Niemals aber hatte ein Pollenkorn auf der Narbe gekeimt.

Daraufhin stellte ich systematische Keimversuche mit den Pollenkörnern an, ausnahmslos, auch bei den gesund aussehenden Mikrosporen, mit negativem Erfolg: weder in destillirtem oder gewöhnlichem Wasser, noch in Nährlösung verschiedener Zusammensetzung, noch in Zuckerlösung verschiedener Concentration, noch auch, wenn der Kulturflüssigkeit abgeschnittene Narben oder Narbenstücke oder Ovula von Wikstroemia indica beigegeben wurden, trat Keimung ein. Nach den neuen Untersuchungen von Jost (906) ist es nun allerdings denkbar, dass unter anderen Versuchsbedingungen sich der Pollen doch noch als keimfähig erweisen könnte; jedenfalls ist es unzulässig, aus negativen Kulturversuchen zwingende Schlüsse auf mangelnde Keimfähigkeit des Pollens abzuleiten. Immerhin scheint es mir, da sich auch in den Blüten selbst niemals Pollenschläuche vorfanden, wahrscheinlich zu sein, dass auch die verhältnismässig wenigen normal aussehenden Pollenkörner unserer Wikstroemia gar nicht mehr keimfähig sind [1]).

Die sichere Entscheidung darüber, ob zur Samenbildung die Bestäubung erforderlich war oder nicht, konnten und mussten Kastrationsversuche bringen. Solche wurden in sehr grosser Zahl angestellt.

Wenn sie einwandfreie Ergebnisse liefern sollten, dann musste vorher genau festgestellt werden, ob in der Tat auch ohne Kastrirung jede Blüte eine samenhaltige Frucht liefert, da natürlich das Ausbleiben der Samenbildung in kastrirten Blüten, die auch ohne die Operation nicht fertil gewesen wären, keinerlei Schlüsse zu ziehen erlaubt hätte.

Die Beobachtung ergab, dass in der Tat normalerweise nicht alle Blüten Früchte liefern, sondern immer nur einige wenige in jeder Infloreseenz, und zwar in den allermeisten Fällen die

1) Es sei noch erwähnt, dass der Pollen der normalsexuellen Thymelaeacee Drimyspermum phaleria leicht in Wasser keimte.

beiden untersten oder nur eine von ihnen, seltener auch noch eine oder mehrere der höher inserirten. Es ist das ja eine Erscheinung, die auch anderwärts bei mehrblütigen Infloreseenzen nicht selten ist, und die sich offenbar damit erklären lässt, dass diejenigen Blüten, in denen die Entwickelung des Embryos am frühesten begonnen hat — also gewöhnlich eben die untersten — die zuströmenden Nährstoffe an sich reissen und dadurch den Samenansatz der später bestäubten erschweren oder frühzeitig zum Stillstand bringen oder ganz verhindern. Wie bei anderen Pflanzen, so liessen sich auch bei Wikstroemia durch rechtzeitiges Abbrechen der untersten Blüten die höher stehenden zur Fruktifikation bringen, woraus also hervorgeht, dass an sich alle Blüten einer Inflorescenz fertil sein können.

Für die Kastrationsversuche ergab sich jedenfalls aus dieser Beobachtung die Regel, dass womöglich für den Versuch die beiden untersten Blüten einer Inflorescenz herauszuwählen oder aber diese abzuschneiden waren, falls höher stehende benutzt werden sollten.

Ferner war auf das Vorhandensein oder Fehlen von Fruchtungsvermögen zu achten, da parthenokarpe Früchte natürlich nicht hätten mitgezählt werden können. Ein solches Fruchtungsvermögen ist auch vorhanden, wenn auch in beschränktem Maasse. Es steigert sich niemals bis zu echter Parthenokarpie, sondern äussert sich nur darin, dass der Fruchtknoten oft auch dann, wenn sich kein Embryo entwickelt, etwas anschwillt und längere Zeit, sich sehr langsam vergrössernd, persistiren kann. Gewöhnlich aber fällt er in diesem Falle doch sehr bald in halbvertrocknetem Zustande ab, und wenn die Schwellung des Fruchtknotens sehr rasch und intensiv und schon zu einer Zeit erfolgt, wo die Blütenhülle noch geschlossen ist, so ist das jedenfalls stets das Kennzeichen echten Samenansatzes. Trotzdem aber begnügte ich mich natürlich nicht damit, bei der kastrirten Blüte die rasche Schwellung des Fruchtknotens festzustellen, sondern zählte jede Blüte erst dann mit, wenn ich durch Handschnitte das Vorhandensein des Embryos mikroskopisch constatirt hatte.

Das Kastriren geschah derart, dass das Blütenrezeptakulum vermittelst eines scharfgeschliffnen Starmessers längs aufgeschlitzt, die 8 Antheren an dem kurzen Filament mit einer Pincette abgeknipst und dann die Narbe mit einer kleinen scharfen Scheere dicht über dem Scheitel des Fruchtknotens abgeschnitten wurden. Stets schnitt ich die Narbe erst nach der Entfernung der Antheren ab, damit nicht etwa bei umgekehrter Reihenfolge der Operationen auf die Schnittfläche des Griffels Mikrosporen fallen konnten. Natürlich wurde die Operation nur an solchen Blüten vorgenommen, die sich noch nicht geöffnet hatten, und deren Staubbeutel noch geschlossen waren, was sich mit der Lupe leicht und sicher constatiren liess.

Eine Minderzahl von Blüten wurde auch noch nach einer anderen Methode kastrirt, nämlich derart, dass mit einem einzigen Schnitt das ganze Rezeptakulum unterhalb des unteren Staubblattkreises abgetrennt und dem so freigelegten Fruchtknoten die Narbe abgenommen wurde. Auch diese radikale Methode erwies sich als anwendbar, wenn sie auch weniger gute Resultate ergab als die andere. Das erklärt sich zum Teil daraus, dass die Fruchtknoten nach der Entfernung des Rezeptakulums schutzlos der austrocknenden Wirkung der heissen Mittagssonne ausgesetzt waren, zum Teil wol auch daraus, dass, wie ich fand, das Rezeptakulum in den ersten Stadien der Fruchtbildung an der Ernährung des anschwellenden Carpells mitbeteiligt ist. Es enthält, wie seine grünlichgelbe Färbung schon äusserlich andeutet, reichlich Chlorophyll und assimilirt tagsüber ziemlich intensiv, sodass es, wie die Jodprobe ergab, abends voll Stärke gepfropft ist. Frühmorgens dagegen ist es stärkeleer, und es lässt sich durch einfache Versuche und Beobachtungen leicht zeigen, dass die sich am Tage im Rezeptakulum anhäufende Stärke nachts in den Fruchtknoten überwandert.

Die kastrirten Blüten oder die Zweige, an denen sie sassen, wurden anfangs stets durch Gazesäckchen gegen Insektenbesuch geschützt, und überdies der Zweig unterhalb der Infloreseenz mit einem Leimring umzogen, um nach Möglichkeit das Ankriechen von Ameisen u. s. w. zu verhindern. Doch wurde später-

hin diese Vorsichtsmaassregel gewöhnlich nicht mehr angewendet, da ein Insektenbesuch nie beobachtet werden konnte und es sich herausstellte, dass auch an unbeschützten Blüten sich niemals auf dem rasch vernarbenden Griffelstumpf Pollenkörner vorfanden. Es sei noch erwähnt, dass sich andere blühende Thymelaeaceen oder gar Wikstroemia-Arten zur Zeit dieser Versuche im buitenzorger Garten nicht befanden.

Abgeschnittene, mit der Basis in Wasser tauchende und im feuchten Raume unter Glasglocke isolirte Zweige liessen sich übrigens, wie nebenbei bemerkt sei, nicht verwenden, da an ihnen bereits nach wenigen Tagen alle Blüten und Blätter abgeworfen wurden, wie denn überhaupt nach meinen Erfahrungen die tropischen Gewächse ganz allgemein gegen *dauernden* absoluten Feuchtigkeitsgehalt der Luft auffallenderweise erheblich empfindlicher sind als unsere einheimischen Pflanzen. —

Die Zahl der kastrirten Blüten betrug weit über 1000. Journal geführt wurde über 665, und von denen lieferten 231 je einen Embryo (darunter 68 durch ein Gazesäckchen isolirte Blüten). Also etwas mehr als ein Drittel der Blüten (genauer 34,7 %) war trotz der ausgeschlossenen Bestäubung fertil.

Um die Bedeutung dieser Zahl zu würdigen, muss man sie natürlich mit dem Procentsatz von Blüten vergleichen, die ohne vorherige Kastrirung fruktificiren. Ich zählte daher 665 nicht operirte Blüten durch, wobei ich mich auf die 4 untersten jeder Inflorescenz beschränkte, da mit wenigen Ausnahmen nur diese zu den Versuchen verwendet worden waren, und fand, dass von denen 260 je einen Embryo enthielten, also 39,1 %. Die Übereinstimmung ist eine genügende, und wenn die kastrirten Blüten verhältnismässig doch etwas weniger Embryonen geliefert haben als die normalen, so darf das wol ohne Weiteres auf Rechnung zufälliger Störungen bei der Operation geschoben werden.

Dabei ist noch zu beachten, dass auch Fruchtknoten, in denen sich schon junge Embryonen darin finden, häufig noch in ihrer Entwickelung stehen bleiben und nicht zur Frucht reifen. Das gilt von kastrirten wie von unkastrirten Blüten, und zwar so viel ich sehe im gleichen Maasse. Soweit ich die kastrirten

Blüten sich fertig entwickeln liess, lieferten sie durchaus normal gestaltete Steinfrüchte mit je einem Samen, und letztere waren, soweit sie daraufhin geprüft wurden, keimfähig.

Damit ist sichergestellt, dass Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. imstande ist, entwickelungsfähige Embryonen auszubilden, auch ohne das eine Bestäubung stattgefunden hat. Und ich möchte es als sehr wahrscheinlich bezeichnen, dass bei ihr eine Befruchtung — wenigstens soweit die in Buitenzorg kultivirten Individuen allgemeinere Schlussfolgerungen zulassen — überhaupt nicht mehr stattfindet, sondern die Embryobildung stets und ausschliesslich ohne voraufgegangene Bestäubung vor sich geht. Dafür sprechen wenigstens die schlechte Beschaffenheit des Pollens, seine anscheinend mangelnde Keimfähigkeit, ferner die Tatsache, dass der Procentsatz sich entwickelnder Embryonen bei den kastrirten Blüten der gleiche ist wie bei den unkastrirten, und endlich die Beobachtung, dass sich in den zahlreichen von mir cytologisch untersuchten unkastrirten Blüten niemals Spuren eines Pollenschlauches fanden.

Diese Feststellung, dass also Wikstroemia indica Embryonen ohne vorhergegangene Bestäubung bildet, genügt nun aber noch nicht, um zu der Folgerung zu berechtigen, dass diese Embryonen auf parthenogenetischem Wege entstünden. Denn wir wissen, dass sowol bei Caelebogyne ilicifolia (Strasburger 878) wie bei Euphorbia dulcis (Hegelmaier 903) ohne vorhergegangene Bestäubung Embryonen gebildet werden, die nicht aus der Eizelle entstehen — und das allein wäre Parthenogenesis —, sondern aus Nucelluszellen, während allerdings in den zahlreichen anderen Fällen von Polyembryonie und Adventivembryobildung zu deren Auslösung Bestäubung nötig ist. Es bedarf daher der cytologischen Untersuchung zur Entscheidung der Frage, aus was für Elementen der Embryo bei Wikstroemia indica entsteht. Es was mir freilich von vornherein wahrscheinlich, dass in der Tat Parthenogenesis vorlag, dass also der Embryo sich von der unbefruchteten Eizelle herleitete, und zwar deswegen, weil die Früchte ohne Ausnahe einsamig sind, was bei echter Parthenogenesis stets der

Fall ist, während Adventivkeimbildung allgemein mit Polyembryonie verknüpft zu sein pflegt.

Diese cytologische Untersuchung konnte ich in Buitenzorg nur vorläufig anstellen. Sie ergab schon da, dass in der Tat die Eizelle selbst in Entwickelung tritt und den Embryo liefert.

Zur eingehenderen Prüfung wurden an verschiedenen Tagen der Monate Januar bis Mai 1904 zu verschiedenen Tageszeiten Blüten aller Entwickelungs-Stadien fixirt, und zwar teils in stärkerer Flemmingscher Lösung, teils in Sublimat-Alkohol-Eisessig. Nach gründlichem Ausspülen in Regenwasser wurden die fixirten Objekte successive nach der üblichen Methode in 70 % Alcohol übergeführt und in diesem bis zur weiteren Verarbeitung aufbewahrt.

Schon die vorläufige Untersuchung in Buitenzorg ergab, dass die Fixirung ganzer, unverletzter Fruchtknoten mangelhafte Resultate hatte; um das leichte und rasche Eindringen der Fixirungsflüssigkeit zu ermöglichen resp. zu begünstigen, musste daher jeder einzelne Fruchtknoten angeschnitten werden, am besten an zwei gegenüberliegenden Seiten. Die Weiterbehandlung erfolgte in üblicher Weise. Als vorteilhaft erwies es sich, die Objekte mindestens 7—8 Tage im Paraffinofen zu belassen, sowie dem Paraffin geringe Mengen Glycerin zuzusetzen, wodurch das Aneinanderhaften der Schnitte beim Serienschneiden sehr erleichtert wurde. Die Schnittdicke betrug 5,10 oder 15 μ.

Gefärbt wurde nach verschiedenen Methoden. Die besten Resultate gab Saffranin bei Nachbehandlung mit Orange G oder Bismarckbraun und Differenziren in Säurealkohol; auch die Kombination Haematoxylin-Bismarckbraun sowie die Eisenhaematoxylinmethode erwiesen sich als brauchbar. Doch war für unser Objekt die erstgenannte Färbeweise die beste. — Die Osmiumschwärzung wurde durch Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd beseitigt.

Die Orientirung der eingebetteten Fruchtknoten war sehr einfach, da die Längsachse der Makrospore in die des Fruchtknotens selbst fällt. Naturgemäss kamen vor Allem Längsschnitte zur Untersuchung, doch wurden selbstverständlich auch Quer-

schnitte, soweit es nötig war, berücksichtigt. Da in jeder Blüte sich nur eine einzige Samenknospe findet — seltene Ausnahmsfälle nicht gerechnet —, so war von jeder Schnittserie nur ein Schnitt brauchbar; es mussten daher sehr zahlreiche Blüten geschnitten werden, um die wichtigsten Stadien zu erhalten. Glücklicherweise hatte ich mehrere Tausend Blüten in fixirtem Zustande mitgebracht; aber obwol von denen der grösste Teil verarbeitet ist, ist es mir doch noch nicht gelungen, alle wünschenswerten Stadien in lückenloser Reihe zu bekommen, wenn auch die wichtigsten vorliegen. —

Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über die Makro- und Mikrosporen von Thymelaeaceen gibt es meines Wissens nicht, wenigstens nicht ausgedehntere. Die Angaben von Prohaska (883) und Strasburger (884, 885) beziehen sich in der Hauptsache nur auf das Verhalten der Endospermkerne bei einigen Daphne-Arten. Nur Vesque (879 p. 339) hat die Entwickelungsgeschichte des Embryosacks bei Daphne mezereum, alpinum und Verloti studirt, gibt indessen darüber nur sehr summarische Daten und keine Abbildungen. Wikstroemia selbst ist noch nicht untersucht worden.

Auf die Entwickelungsgeschichte der Blüte als Ganzen brauche ich hier nicht einzugehen, ich beschränke mich auf Angaben über die Entstehungsweise und Ausbildung der Mikro- und Makrosporen.

Die Antheren, die in zwei alternirenden viergliedrigen Wirteln der Rezeptakulumröhre auf kurzen Filamenten eingefügt sind, entstehen frühzeitig als halbkugelige Vorwölbungen an dieser, erst die oberen, dann die unteren. Sie bieten in Bau und Entwickelung nichts vom Typischen wesentlich Abweichendes. Jedes Sporophyll besitzt 4 Mikrosporangien, die sich bei der Reife mit einem Längsriss öffnen. Das Archespor und die inneren Wandschichten des Mikrosporangiums gehen aus der subepidermalen Zelllage hervor. Ersteres bildet zunächst eine einzige Längsreihe von Archesporzellen, deren jede sich aber bald noch ein-bis zweimal in der Querrichtung der Anthere teilt, sodass 2—5, gewöhnlich 4 Archesporzellreihen nebeneinander liegen. Jede

dieser Zellen ist dann ein Mikrosporen-Gonotokont (Vgl. Fig. 1 Taf. XX).

Die Schwesterzellschicht des jungen Archespors, nach aussen zu von diesem gelegen, teilt sich weiterhin in drei Lagen, von denen die innerste die Tapetenzellen, die äussere die bandförmig verdickten fibrösen Zellen (das Endothecium) und die mittlere eine flache Zellschicht liefert, die frühzeitig von den sich stark vergrössernden Tapetenzellen zerdrückt und resorbirt wird. Sie ist in Fig. 1 Taf. XX noch als dunkle strukturlose Masse (a) zu erkennen.

Besonderes Interesse gewähren die Zellen der den ganzen Innenraum des Mikrosporangiums kontinuirlich umschliessenden Tapetenschicht. Sie werden sehr gross, sind dicht mit Inhaltsstoffen erfüllt, die gierig Plasmafarbstoffe speichern, und enthalten im fertigen Zustande, d. h. etwa zur Zeit des Beginnes der Tetradenbildung, fast stets mehrere (2—6) Kerne oder aber einen einzigen abnorm grossen Kern, der wol ohne Zweifel der Verschmelzung mehrerer Teilkerne zu einem sein grosses Volumen verdankt. Wenn ein solcher Riesenkern sich teilt — soviel ich sehe, geschieht das stets karyokinetisch, niemals etwa amitotisch —, so erweist er sich natürlich als stark hyperchromatisch, und man findet infolge dessen in Polansichten der Aequatorialplatte manchmal Hunderte von Chromosomen, während die normale Chromosomenzahl des Sporophyten (wenigstens höchst wahrscheinlich) 52 beträgt (vgl. Fig. 2 Taf. XX, worin indessen die Zahl der Chromosomen nicht völlig exact der des Objektes entsprechen dürfte: es war unmöglich, die Kernplatte ganz exact zu zeichnen).

Der Fall, dass die Kerne mehrkernig gewordener Tapetenzellen miteinander zu einem einheitlichen Riesenkern verschmelzen, sind aber verhältnismässig weniger häufig als der Fall, dass jeder Kern in seiner Individualität erhalten bleibt. Meistens, aber nicht immer, lagern sich diese Kerne dann dicht nebeneinander, so dicht, dass sie sich an den Berührungsflächen gegenseitig abplatten (Fig. 1 Taf. XX).

Stets nun findet man, falls eine Tapetenzelle mehrere Kerne enthält, diese alle in genau der gleichen Phase, sei es der Ruhe,

sei es der Teilung. Für die letztere geht das deutlich aus den Figuren 3 und 4, Taf. XX hervor. In Fig. 3 ist die Polansicht der Karyokinese zweier dicht nebeneinanderliegender Kerne dargestellt; die Kernplatte ist fast einheitlich, lässt aber ihre Entstehung aus zwei verschiedenen Kernen noch deutlich erkennen, und es kann kaum bezweifelt werden, dass aus ihr vier Tochterkerne sich restituirt haben würden. — Fig. 4 bezieht sich auf die Teilung einer Zelle, die zwei Kerne besass: einen grossen, aus mehreren durch Verschmelzung entstandenen, und einen kleinen, der selbständig geblieben ist. Beide teilen sich gleichzeitig und im gleichen Tempo, doch hat jeder seine eigene, von der des anderen völlig unabhängige Spindel. Als Resultat würden sich zweifellos zwei grosse und zwei kleine Kerne ergeben haben. Man kann aus solchen Beobachtungen wol den Schluss ziehen, dass unter den jeweils in einer Zelle realisirten Bedingungen immer nur *ein* bestimmtes Entwickelungsstadium des Kernes möglich ist.

Chromidialsubstanzen im Protoplasma der Tapetenzellen, wie sie Tischler (906 p. 568) bei verschiedenen Ribes-Hybriden fand, konnte ich bei Wikstroemia nicht beobachten.

Die Teilungen in den Tapetenzellen hören im Allgemeinen auf, wenn die Pollenmutterzellen mit der Tetradenteilung beginnen. Während dieses Vorganges verlieren sie — die Tapetenzellen — nach und nach ihren dichten plasmatischen Inhalt, augenscheinlich durch aktive Sekretion in den Innenraum des Mikrosporangiums hinein. Erst ganz zuletzt, bei normaler Entwickelung der Anthere, collabiren sie völlig und verschwinden bis auf Reste der Membran und der Kerne. —

Es wurde schon erwähnt, dass man in reifen Mikrosporangien sehr häufig in grossem Procentsatz Mikrosporen findet, die schlecht ausgebildet sind. Nur sehr selten kommen Antheren mit durchgehends gesundem Pollen vor. Diese sind im reifen Zustande lebhaft gelb gefärbt und vollkommen kugelförmig gestaltet; ihre Exine ist ziemlich dick und mit zahlreichen feinen Wärzchen besetzt.

Die zu beobachtenden Anomalieen in der Ausbildung der

Mikrosporen treten in der Mehrzahl der Fälle erst während oder nach der Tetradenteilung auf, doch finden sich auch Antheren, in denen schon die Gonotokonten desorganisirt werden oder sich unnormal verhalten, ohne die Tetradenteilung auszuführen oder auch nur zu beginnen. Gewöhnlich erfahren sie in diesem Falle blasige Auftreibung, zerfallen dann, und ihre Reste finden sich späterhin noch zwischen den Mikrosporen vor. Gelegentlich aber kommt es auch vor, dass die sich nicht teilenden Pollenmutterzellen nicht sofort desorganisirt werden, sondern erhalten bleiben. In diesem Falle nimmt im Verlauf der Weiterentwickelung der Anthere ihre Membran gewöhnlich die Struktur der Pollenhaut in mehr oder weniger regelrechter Weise an, wie das Strasburger (904 p. 97) auch bei Alchimilla leptoclada Bus. constatirte. Auf diese Weise kommen wol die abnorm grossen (scheinbaren) Mikrosporen zustande, die man nicht selten in reifen Antheren beobachtet.

Andrerseits sind auch abnorm kleine Pollenkörner häufig, deren Entstehung offenbar darauf zurückzuführen ist, dass eine Pollenmutterzelle sich nicht nur in vier, sondern eine grössere Anzahl von Tochterzellen teilt (Taf. XX Fig. 5), sodass eine abnorm grosse Zellenzahl sich in die gleiche Protoplasmamasse teilen muss. Dabei sind diese Zellen dann häufig von sehr ungleicher Grösse. Umgekehrt können auch aus einem Gonotokonten nur zwei oder drei Mikrosporen hervorgehen, indem die eine der beiden ersten Teilungsprodukte der Pollenmutterzelle sich nicht mehr weiter teilt (Fig. 6 Taf. XX) oder beide dies unterlassen (Fig. 6 Taf. XX). Endlich geht häufig die Tetradenteilung anscheinend normal vor sich, aber die vier durch diese entstandenen Mikrosporen lösen sich nicht voneinander los, sondern bleiben von der gemeinsamen Hülle der Pollenmutterzelle umschlossen (Fig. 8*c*, Taf. XX). In anderen verwandten Fällen sind die vier einer Tetradenteilung entstammenden Pollenkörner sehr ungleich gross und trennen sich nur unvollkommen voneinander, sodass sie eine gemeinschaftliche Exine erhalten und wunderlich geformte unregelmässige Gebilde darstellen (Taf. XX Fig. 8 *b*, *d*, *f*). Endlich — und dieser Fall ist ausserordent-

lich häufig — schrumpfen die Pollenmutterzellen nach fertig vollzogener Vierteilung ein, wobei ihre Membran schleimig verquillt und ihr Inhalt stark lichtbrechend und saffraninspeichernd wird.

Die eben kurz geschilderten und andere Abnormitäten in der Entwickelung und dem Bau der Mikrosporen finden sich fast in jeder Blüte. Blüten ohne alle Abnormitäten sind sogar sehr selten. Andrerseits beobachtet man ebenso selten solche, in denen gar keine anscheinend normale Pollenkörner sich ausbilden, sodass es nicht schwer ist, die normale Entwickelung der Mikrosporen zu verfolgen, die in durchaus typischer Weise erfolgt.

Wenn der Kern des Mikrosporen-Gonotokonten seine maximale Grösse erreicht hat und reif für den Beginn der Prophasen der Teilung ist, stellt er ein nicht färbbares Bläschen dar mit einem in der Regel central gelegenen ziemlich stattlichen Nucleolus, der sich seinerseits sehr lebhaft rot mit Saffranin färbt. Im Kerne lässt sich ein feines weitmaschiges Netz von Lininfäden erkennen, in die hie und da kleine Chromatinkörner eingebettet sind (Fig. 9 Taf. XX). Damit ähnelt die Kernstruktur durchaus der der Kerne somatischer Zellen, nur dass in den letzteren vielleicht die Chromatinkörnchen noch deutlicher sind; wir werden hierauf später noch zurückzukommen haben.

Für das genaue Studium der präsynaptischen Phasen wie überhaupt für feinere Einzelheiten der Karyokinese ist unser Material leider wenig geeignet. Die Synapsis selbst findet sich überaus häufig in durchaus typischer Form (Fig. 10, Taf. XX): das gesammte Chromatin sammelt sich calottenförmig, gewöhnlich um den Nucleolus herum, an der einen Seite der Kernmembran an und bildet einen dichtverschlungenen Knäuel, aus dem nur einzelne Fäden oder Fadenschleifen in den chromatinfreien Kernraum hineinragen. Ob es sich dabei, wie v. Tellyesnicki (905 p. 428) will, darum handelt, dass „in der Reduktionsmitose die Bildung des Fadens nicht wie bei der gewöhnlichen Mitose im ganzen Kern zu gleicher Zeit und gleichmässig stattfindet, sondern dass dieser Vorgang von einem Teile des Kernes ihren Ausgang nimmt und von dort aus allmählich fortschreitet",

sodass also, „die dichtere Hälfte dieser Kerne immer ein früheres, die hellere ein späteres Stadium der Mitose vorstellt", — das vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Immerhin möchte ich es als wahrscheinlich bezeichnen, dass in der Tat eine einseitige Ansammlung des gesammten Chromatins in der Synapsis vorliegt, von anderen Erwägungen abgesehen vor allem deswegen, weil, wenn sich der Synapsisknäuel lockert und in das Spirem (Fig. 12 Taf. XX) übergeht, auch da anfänglich noch eine mehr oder weniger starke einseitige Lagerung des Fadennetzes vorkommt (Fig. 11 Taf. XX).

Irgend welche Anhaltspunkte dafür, dass in den bei und kurz vor oder nach der Synapsis zu beobachtenden Fäden Doppelstrukturen vorliegen könnten, konnte ich nicht gewinnen. Dagegen lieferte die nun folgende Diakinese sowol in früheren (Taf. XXI Fig. 13) als späteren (Taf. XXI Fig. 14) Stadien Bilder, die auf das Vorhandensein von Doppelchromosomen schliessen liessen. Die Zahl dieser Chromosomenpaare liess sich mit Sicherheit aber erst in Polansichten der Aequatorialplatte feststellen; ich habe eine beträchtliche Anzahl solcher durchgezählt und immer sicher 26 Chromosomenpaare zählen können. Die Figuren 15 und 16 auf Tafel XXI stellen zwei solche Aequatorialplatten dar.

Demnach muss also die normale somatische Chromosomenzahl der Wikstroemia indica 52 sein. Ich konnte das allerdings nicht direkt mit absoluter Sicherheit nachweisen. Die Aequatorialplatten somatischer Kerne nehmen etwa den gleichen Raum ein wie die der Reductionsteilung, und daher liegen die Chromosomen in ihnen sehr viel näher beieinander, so nahe, dass bei der Kleinheit der Chromosomen eine ganz genaue Zählung unmöglich ist. Zählungs- und Abschätzungsversuche, die ich häufig vornahm, ergaben aber niemals Anhaltspunkte dafür, dass die Chromosomenzahl nicht gegen 50 betragen konnte; weit mehr als 26 fanden sich jedenfalls stets. Die Chromosomen sind sehr kurz und haben etwa die Gestalt eines vierkantigen, der Würfelform genäherten Prismas.

Das Auseinanderweichen der Chromosomen, die Rekonstruktion

der Tochterkerne und deren sofortige Wiederteilung bieten nichts vom Typischen Abweichendes; nur möchte ich bemerken, dass es mir nicht gelungen ist, klarzulegen, ob in den Anaphasen der Reduktionsteilung sich die Längsspaltung der Chromosomen für den zweiten Teilungsschritt schon vollzogen hat, wie das ja aus Analogiegründen zweiffellos anzunehenen ist. —

Nun zur Entwickelung der Makrospore.

Die erste Anlage des Fruchtknotens besteht in einer kreisförmigen Erhebung des Blütenbodens zu Ringwallform im Centrum der Blüte. Dieser Ringwall streckt sich nun gleichmässig in die Länge, bis er etwa die Gestalt eines ziemlich weit offenen Hohlcylinders angenommen hat, dessen Lumen im oberen Teile der späteren Griffelröhre, im unteren der Fruchtknotenhöhle entspricht. Weiterhin baucht der basale Teil sich aus, während der obere sein Lumen verengert und sich am Eingang der Röhre zur Narbenanlage verbreitert. Gleichzeitig beginnt im Innern der Fruchtknotenhöhle seitlich das Ovulum als flacher Höcker hervorzuspriessen. Die Flanke des an sich ringsum völlig gleich gebauten Fruchtknotens, an der dies geschieht, ist immer die von der Blütenstandsache aus gerechnet äussere.

Der Nucellus des jungen Ovulums ist von Anfang an mit seinem Scheitel nach oben, dem unteren Ende des Griffelkanales zugewendet (Fig. 17, 18 Taf. XXI). Später ist die Samenknospe typisch anatrop (Fig. 20 Taf. XXI), und diese Lagerung kommt dadurch zustande, dass nach Maassgabe der Raumvergrösserung in der Fruchtknotenhöhle sich der Funiculus mit einseitig — auf der Unterseite — gefördertem Wachstum einschiebt. Das geschieht etwa gleichzeitig mit der Ausbildung des zweiten Integumentes (Fig. 19 Taf. XXI), sodass dieses mit dem Stiele verwächst resp. an der Berührungsstelle gar nicht zur Ausbildung kommt, während das innere Integument als breiter ringförmiger Überzug den Nucellus völlig umhüllt. Nur über dem Nucellusscheitel, der während des ganzen Entwickelungsvorganges immer unverändert dem Griffelkanal zugewendet war, lassen beide Integumente eine ziemlich breite Mikropyle frei. Fig. 20 Taf.

XXI gibt ein Umrissbild der fertig ausgebildeten Samenknospe.

Die Mikropyle wird nun aber gewöhnlich durch eine Wucherung, die von den am Ausgange des Griffelkanals gelegenen Zellen ausgeht, mehr oder weniger dicht verstopft, ein Vorgang, der der Obturator-Bildung bei Euphorbiaceen entspricht (vgl. Capus 878, Dalmer 880 und vor Allem Schweiger 905), wenn es auch bei diesen wol niemals zu einer so völligen Verschliessung der Mikropyle kommt wie bei Wikstroemia indica.

Das obturatorähnliche Gewebe leitet sich wie erwähnt von den Zellen her, die das untere Ende des Griffelkanals und den Scheitel der Fruchtknotenhöhle auskleiden und entsteht dadurch, dass diese Zellen schlauchförmig auswachsen, sodass parallel verlaufende Stränge zustande kommen, die in die Mikropyle und in die schmalen spaltförmigen Zwischenräume zwischen Nucellus und innerem Integument, zwischen den beiden Integumenten und zwischen dem äusseren Integument und der Fruchtknotenwandung hinabwachsen. Einzelne dieser fadenförmig verlängerten Zellen zwängen sich manchmal fast bis zur Basis des Nucellus herab, dringen aber nie ins Innere der angrenzenden Gewebe ein. Gewöhnlich ist der schlauchförmig verlängerte Teil der Obturatorzellen ungeteilt, gelegentlich aber werden die Schläuche auch mehrzellig.

Der erste Beginn dieses Wucherungsprocesses fällt etwa in dieselbe Zeit, in der auch die Zellen des Narbenkopfes und des Griffelkanales zu Papillen auszuwachsen beginnen, d. h. in eine Zeit, zu der die Makrospore noch ungeteilt ist. Während aber die Narbenpapillen ihre Streckung sehr bald sistiren, dauert sie bei den Obturatorzellen an, oft so intensiv, dass die an sich ziemlich breite Mikropyle durch einen dichten Gewebepfropf ganz und gar verschlossen wird (Fig. 25, Taf. XXII).

Eine so weitgehende Obturatorwucherung lässt sich sonst nicht beobachten, selbst nicht bei anderen Thymelaeaceen wie Phaleria und Daphne, und es liegt nahe, ihr Vorkommen bei Wikstroemia indica in Beziehung zur parthenogenetischen Fortpflanzung dieser Art zu bringen. Um so mehr, als auch sonst Parthenogenesis mit einer Verstopfung der Mikropyle verknüpft sein kann (vgl. Winkler 904 p. 575). Andererseits ist freilich zu bedenken, dass

eine direkte kausale Beziehung zwischen den beiden Erscheinungen, etwa in dem Sinne, dass das verstopfende Gewebe die Mikropyle unwegsam für Pollenschläuche machen sollte, schon wegen des Bestehens der Chalazagamie nicht angenommen werden kann, und auch deswegen nicht, weil auch bei nicht parthenogenetischen und nicht chalazogamen Pflanzen gelegentlich Mikropylenverstopfung vorkommt. So z. B. bei Stackhousia monogyna (Billings 901 p. 275), bei welcher Pflanze der Pollenschlauch in unmittelbarer Nähe des verschlossenen Mikropylekanales verläuft. Immerhin verdient die Tatsache Beachtung, dass beide Erscheinungen — Parthenogenesis und Mikropylenverschluss — so relativ häufig miteinander verknüpft erscheinen.

Das Archespor ist normalerweise einzellig und entsteht aus einer unter der Epidermis gelegenen mittleren Zelle des Nucellus (Fig. 21, Taf. XXI). Diese Archesporzelle teilt sich sodann in eine obere und untere Zelle (Fig. 22, Taf. XXI). Die obere ist eine Schichtzelle, die sich bei der Weiterentwickelung des Nucellus noch vielfach teilt, sodass später die Makrospore, ehe sie ihr grosses Streckungswachstum beginnt, etwa in die Mitte des ganzen Nucellusgewebes zu liegen kommt. Die erste Teilung dieser Schichtzelle ist in Fig. 22, Taf. XXI dargestellt, in Fig. 23 ist sie bereits vollzogen.

Die untere Zelle wird direkt, ohne weitere Teilung zur Makrospore. Die Tetradenteilung bei der Makrosporenentwickelung ist also bei Wikstroemia indica unterdrückt. Wenigstens ist das in der grossen Mehrzahl der Fälle so. Gelegentlich liess sich auch in der Embryosackmutterzelle eine Zweiteilung beobachten, und es war dann immer die untere Zelle, die unter Verdrängung der anderen zur Makrospore wurde. Mehr wie zwei Makrosporen im selben Nucellus habe ich nie beobachtet.

Die Makrospore selbst wächst erst beträchtlich heran (Fig. 22, 23, Taf. XXI; Fig. 24, Taf. XXII), ehe die erste Teilung in ihr eintritt (Fig. 26 und 27, Taf. XXII), die zur Zweikernigkeit der Makrospore führt (Fig. 28, Taf. XXII). Die beiden Kerne, die ersten des weiblichen Gametophyten, verteilen sich an die Pole der Zelle. Stadien der Vier- und Achtkernigkeit der Ma-

krospore fanden sich in meinem Material nicht vor, es ist indessen natürlich nicht zu bezweifeln, dass beide Stadien in durchaus typischer Weise durchlaufen werden, d. h. dass aus jedem der beiden ersten Kerne durch zweimalige Teilung je 4 Tochterkerne entstehen.

Zwei von den 8 Kernen vereinigen sich in der Mitte der Makrospore zum secundären Embryosackkern (Fig. 29, Taf. XXII), verschmelzen aber erst ziemlich spät zu einem einheitlichen Kern, ähnlich also, wie das nach Strasburger (885 p. 111) bei Daphne Blagayana der Fall ist.

Die drei unteren Kerne werden zu Antipoden, die sehr frühzeitig schon desorganisirt werden; meistens finden sich schon lange vor der ersten Teilung des Eies nur noch strukturlose Reste von ihnen an der Basis der Makrospore. Häufig gehen auch die drei Kerne schon zu Grunde, ohne dass es zur Ausbildung von Zellwänden um sie herum kommt.

Aus den drei oberen Kernen entsteht ein in jeder Hinsicht normal gestalteter Eiapparat; das Ei zeichnet sich von vornherein vor den beiden Synergiden durch etwas grösseres Volumen aus (Fig. 28, Taf. XXII). Alle drei Zellen liegen selten in einer Ebene, sodass man gewöhnlich nur zwei von ihnen in einem Schnitt bekommt. Die Synergiden sind meistens auffallend plasmareich; auch das Ei ist dies, es enthält aber überdies fast immer noch eine grosse Vacuole, die den Synergiden fehlt.

Wenn der Eiapparat fertig ausgebildet ist, dann stellt die Makrospore ein sich fast durch die ganze Länge des Nucellus erstreckendes, dünnes, gerade verlaufendes Rohr dar, dessen Mikropylenende von dem Eiapparat, und dessen Chalazaende von den Resten der drei Antipoden eingenommen werden, während der secundäre Embryosackkern annähernd in die Mitte des ganzen Gebildes zu liegen kommt.

Diesen Zustand der Reife erreicht der Gametophyt gewöhnlich lange, bevor sich die Blüte öffnet, und es wird dies Stadium auch in der Regel bis nach erfolgtem Aufblühen, oft sogar bis zum beginnenden Abwelken des Receptakulums beibehalten. Ein grosser Teil der Blüten geht dann, wie wir gesehen haben,

in toto zu Grunde, indem auch der Fruchtknoten verwelkt und an seiner Basis mitsamt der Receptakulumröhre abgestossen wird. Bei etwas mehr als einem Drittel der Blüten dagegen entwickeln sich Ei und Fruchtknoten weiter, obwol keine Bestäubung statt fand. Dass kann geschehen, solange die Blüte noch geschlossen ist, doch ist das immerhin nicht die Regel. Meistens tritt die Weiterentwickelung von Ei und Fruchtknoten erst ein nach erfolgter Anthese und bei beginnendem Abblühen. Dabei sind offenbar die Entwickelung des Eies zum Embryo und die des Fruchtknotens zur Fruchthülle ziemlich unabhängig voneinander, wie wir ja auch sonst aus der weitverbreiteten Erscheinung des Fruchtungsvermögens und der Parthenokarpie schliessen können, dass zwischen Eientwickelung und Fruchtausbildung wenigstens anfangs nur ziemlich lockere Korrelationen bestehen können. Gewöhnlich beginnt in unserem Falle die Schwellung des Fruchtknotens schon vor der Eiteilung, doch wurde auch das Umgekehrte gelegentlich beobachtet.

Man findet stets im Samen nur einen einzigen Embryo; kein einziger Fall von Polyembryonie kam zur Beobachtung. Dieser Embryo entsteht aus dem Ei (Fig. 30, Taf. XXIII). Die erste Teilung erfolgt immer durch eine Horizontalwand; aus der oberen Zelle entsteht ein kurzer wenigzelliger Suspensor, aus der unteren der Embryo (Fig. 33, Taf. XXII), dessen Weiterentwickelung nichts von besonderem Interesse bietet. Er behält ziemlich lange annähernd Kugelgestalt bei, ehe die beiden Kotyledonen sich hervorwölben. Neben dem Embryo sieht man wenigstens so lange er noch jung ist, stets die Reste der verfallenden Synergiden. Den reifen Samen, der infolge starker Sklerotisirung der äusseren Zellenlage des inneren Integumentes ziemlich hartschalig wird, und der von dem weichen fleischig gewordenen Gewebe der Fruchtknotenwand umhüllt ist, füllt der Embryo völlig aus. Seine fleischigen Kotyledonen dienen ihm als Reservestoffbehälter.

Endosperm wird transitorisch gebildet. Der secundäre Embryosackkern, der ebenso wie seine Abkömmlinge zwei Nukleolen besitzt, während andere Kerne gewöhnlich nur einen haben, teilt

sich etwa gleichzeitig mit dem Ei, seltener nach ihm oder vorher. Seine Teilungen erfolgen natürlich karyokinetisch und, zunächst wenigstens, sehr rasch hintereinander. sodass schon, wenn der Embryo noch wenigzellig ist, zahlreiche freie Endospermkerne vorhanden sind, die sich gleichmässig über die ganze Innenwand der Makrospore verteilen. Später bilden sich zwischen ihnen sehr dünne Membranen aus. Auch zur Zeit des Maximums seiner Entwickelung, wenn der Fruchtknoten etwa halbreif ist, bildet das Endosperm immer nur eine einschichtige, die Makrospore umhüllende Zellenlage, die nur am antipodialen Ende etwas kompakter wird. Auch haben die Endospermzellen hier dichteren Protoplasmainhalt als an anderen Stellen. Mehrkernige Zellen und Bilder, die als Amitosen oder aber als Kernverschmelzungen gedeutet werden können, sind nicht selten.

Die Gestalt der Makrospore ist zu dieser Zeit immer noch die eines graden dünnen Schlauches, dessen Inneres — abgesehen vom Embryo — mit Nährflüssigkeit erfüllt ist. Der Zwischenraum zwischen ihr und der Samenschale, die dann schon beinahe ihre definitive Grösse erreicht hat, wird von den Nucelluszellen eingenommen, die ihr Volumen ausserordentlich vergrössern, ohne sich zu teilen, und mit Nährstoffen vollgestopft sind. Sie sowie das Endosperm werden weiterhin von dem sich bis zum Anstossen an die Samenschale vergrössernden Embryo verdrängt.

Dass also der Embryo aus der Eizelle entsteht, und zwar ohne dass diese vorher befruchtet worden ist, ist sicher. Es entsteht nun die Frage: hat bei der Entstehung der Eizelle eine Reduktionsteilung stattgefunden oder nicht, mit anderen Worten, besitzt die Eizelle die somatische oder die generative Chromosomenzahl? Leider ist es mir infolge der Ungunst des Materiales nicht geglückt, darüber zu absoluter Klarheit zu kommen. Sicher ist jedenfalls, dass schon die ersten Teilungen im Embryo mit der diploiden Chromosomenzahl erfolgen, und ich möchte es als sehr wahrscheinlich bezeichnen, dass *keine* Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet. Und zwar aus folgenden Gründen:

Die Tatsache, dass, wie erwähnt, die Tetradenteilung bei der

Ausbildung der Makrospore unterbleibt, kann zur Entscheidung der Frage natürlich nicht herbeigezogen werden, da die Reduktion ja, wie das bei Lilium und anderen Gewächsen vorkommt, durch die beiden ersten Teilungen in der Makrospore bewirkt werden könnte. Nun ist es mir freilich sehr unwahrscheinlich, dass diese beiden ersten Teilungen der Makrospore allotypische sind, und zwar deswegen, weil sie dann, wie das ja stets bei Reduktionsmitosen des Fall ist, unmittelbar aufeinander folgen müssten. Bei unser Wikstroemia vergeht nun aber offenbar zwischen der ersten und der zweiten Teilung eine ziemlich lange Zeit, da sich das zweikernige Stadium der Makrospore sehr häufig findet, und zwar in Blüten verschiedenen Entwickelungsgrades und in Makrosporen sehr verschiedener Grösse. Ferner spricht gegen das Stattfinden einer Reduktion der Umstand, dass sich in den Kernen der Makrospore niemals eine der für die heterotypische Karyokinese charakteristischen Phasen, also Synapsis oder Diakinese, auffinden liess, was bei den Gonotokonten der Mikrosporen leicht gelang. Freilich hätte auch, wenn sich die beiden Stadien oder eins von ihnen gefunden hätte, daraus nicht geschlossen werden können, dass eine Reduktionsteilung nachfolgen müsse. Können ja doch bei anderen parthenogenetischen Phanerogamen, wie bei Antennaria, Alchimilla, Taraxacum, die Kerne der Embryosackmutterzellen ins synaptische Stadium und sogar in Diakinese treten, ohne sich dann heterotypisch zu teilen.

Definitiv lässt sich die Frage, ob die Chromosomenzahl reducirt wurde oder nicht, natürlich nur durch exacte Chromosomenzählungen entscheiden. Aber es ist mir bei der Seltenheit geeigneter Stadien und der Ungunst des Objektes für solche Untersuchungen nicht möglich gewesen, eine solche Zählung exact auszuführen. Immerhin ergaben aber doch die wenigen Zählungen, die ich anstellen konnte, einigermaassen zuverlässig, dass die Chromosomenzahl bei den fraglichen Mitosen jedenfalls mehr als 26 betrug, und das war, wie sich beim Studium der Mikrosporenentwickelung sicher feststellen liess, die haploide Zahl. Überdies ähnelten die Polansichten der betreffenden Aequatorialplatten durchaus denen der somatischen Kernteilung, nicht

denen, wie sie bei der heterotypischen Teilung der Mikrosporenmutterzellen zu sehen sind: d. h., die Chromosomen liegen ganz dicht nebeneinander, sind nicht durch so weite Zwischenräume voneinander getrennt, und ihr Umriss ergibt keinerlei Anhaltspunkte dafür, dass es sich um Doppelstrukturen handeln könne. Ich gedenke, das mir noch gebliebene Material allmählich noch aufzuarbeiten, vielleicht, dass sich ein sicherer Entscheid dabei noch wird erbringen lassen. Vorderhand muss es jedenfalls als sehr wahrscheinlich gelten, dass bei der Entstehung des Eies von Wikstroemia indica keine Reduktionsteilung stattfindet, dass das Ei daher die somatische Chromosomenzahl besitzt, und dass es sich daher auch hier wie bei der Mehrzahl der anderen Fälle pflanzlicher Parthenogenesis um *somatische Parthenogenesis* handelt.

Bevor ich nun an die Erörterung einiger sich an diese Feststellungen anschliessender theoretischer Fragen gehe, möchte ich kurz auf einige Anomalitäten hinweisen, deren bei der grossen Menge der untersuchten Blüten natürlich eine ganze Anzahl zur Beobachtung kamen. Doch muss ich mich darauf beschränken, einige herauszugreifen, die besonderes Interesse verdienen.

Da möchte ich zunächst erwähnen, dass verhältnismässig sehr häufig Embryosack-Obliterationen vorkamen, durchaus denen analog, wie sie Tischler (903) bei manchen Bastardpflanzen beschrieben hat. Auf die normale Gestaltung des Nucellus und die normale Entwickelung des Ovulums hatte das zunächst keinen Einfluss, beide bildeten sich ebenso aus, wie sie es getan haben würden, falls eine entwickelungsfähige Makrospore gebildet worden wäre. Zu einem Weiterwachsen zur Frucht bringen es aber solche makrosporenlose Samenknospen nicht. Es ist wol ziemlich sicher, dass grade diese Abnormität mit den abnormen Sexualverhältnissen unsrer Pflanze zusammenhängt. Häufig liess sich auch beobachten, dass zwar die Makrospore erhalten blieb und sich auch vergrösserte, aber ohne dass dabei eine Teilung des Kernes stattfand. Solche einkernig gebliebene Embryosäcke, deren Kern auch übernormal grosses Volumen zu erhalten pflegt, erreichen indessen wie es scheint nicht die Grösse normal

gekeimter Makrosporen, sondern gehen vorher zu Grunde.

Ein einziger Fall von Adventivembryobildung fand sich auch unter meinen Präparaten. Er ist Fig. 31, Taf. XXIII abgebildet. Wie man sieht, war der Eiapparat desorganisirt, sodass keine Polyembryonie zustande kam.

Endlich möchte ich noch auf ein interessantes Vorkommnis hinweisen, das in Fig. 32, Taf. XXIII dargestellt ist. Hier hatte der Embryo seine Entwicklung schon begonnen, und es waren auch Endospermkerne schon vorhanden, als der Keim durch irgend eine unbekannte Ursache abstarb und collabirte. Er ist, wie die Abbildung zeigt, von seiner Ansatzstelle am Embryosackscheitel abgerissen, und an seinem unteren Ende hat deutlich eine Ansammlung der sonst gleichmässig an der Embryosackwand verteilten Endospermkerne stattgefunden; es erweckt das unwilkürlich die Vorstellung, als seien die Kerne durch die Substanzen, die aus den zerfallenden Embryozellen herausdiffundiren, chemotaktisch angelockt worden. —

Da, wie wir gesehen haben, bei der Eientwickelung von Wikstroemia indica höchst wahrscheinlich keine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet, hatten wir von *somatischer* Parthenogenesis gesprochen im Anschluss an die Definitionen, die ich in der vorläufigen Mitteilung über den Gegenstand der vorliegenden Abhandlung gegeben hatte. Es war da (Winkler 904 p. 579) im Sinne der alten Definition der Parthenogenesis unter dieser allgemein die Entwickelung der unbefruchteten Eizelle zum Embryo verstanden und unterschieden worden zwischen *somatischer Parthenogenesis*, d. h. der Entwickelung des unbefruchteten Eies mit somatischer, diploider Chromosomenzahl, und *generativer Parthenogenesis*, d. h. der Entwickelung des unbefruchteten Eies mit reduzierter, haploider Chromosomenzahl.

Diese Unterscheidung und Definition ist nicht ohne Widerspruch geblieben. Zwar hat sich Treub (905 p. 148) „pour des raisons morphologiques et phylogéniques" ihr angeschlossen, auch Hegelmaier (906 p. 4) ist prinzipiell damit einverstanden. Dagegen hat sich Strasburger (905 p. 59) gegen die Bezeichnungs-

weise gewendet. Er möchte den Terminus Parthenogenesis für das reserviren, was ich generative Parthenogenesis genannt habe und subsummirt unsre somatische Parthenogenesis unter den Begriff der Apogamie.

Wenn es sich hierbei lediglich um Fragen der Terminologie handelte, würde ich auf die Differenz zwischen Strasburger und mir nicht näher eingehen. Es handelt sich indessen um mehr als Namensfragen, um wichtige sachliche Differenzen in der Auffassung, und daher lässt sich die eingehende Erörterung der Sache nicht umgehen.

Strasburger sagt (905 p. 58 f.): „Parthenogenetische Entwicklung liegt nur vor, wenn sie von einem Ei eingeleitet wird, dessen Bildung eine Reduktionsteilung vorausging, es mag diese nun mehr oder weniger weit in dem Entwicklungsgang des betreffenden Organismus zurückliegen. Ein Ei von solchem Ursprung ist ein echtes Ei. Bei den mit Generationswechsel ausgestatteten Pflanzen ist es ein Produkt der neuen, als Gametophyt bezeichneten Generation. Bei Alchimillen, und soweit bis jetzt bekannt, auch den andern Angiospermen, bei denen Keimbildung ohne Befruchtung erfolgt, handelt es sich nur um eiähnliche Gebilde, deren Erzeugung eine Reduktionsteilung nicht vorausging, die nicht einer neuen gametophyten Generation, sondern dem früheren Sporophyt angehören . . . Das einem Ei gleichende Gebilde der apogamen Alchimillen, und anderer sich ähnlich verhaltender Pflanzen ist tatsächlich eine vegetative, nur wie ein Ei geformte Zelle des Sporophyts. — Wenn diese Zelle, was nicht der Fall zu sein scheint, eines ähnlichen auslösenden Einflusses wie ein befruchtetes Ei bedürfte, um in die Keimbildung einzutreten, so würde man schwerlich geneigt sein, diesen Einfluss eine Befruchtung zu nennen. Eine Keimbildung aus dieser Zelle ohne zuvorige Aufnahme eines männlichen Kerns kann ebensowenig einen Anspruch erheben als Parthenogenesis zu gelten, wie die Entwicklung einer an den Embryosack grenzenden Nucellarzelle zum Keim".

Aehnlich hatte sich übrigens schon Juel in seiner ersten Parthenogenesis-Arbeit ausgesprochen (900 p. 40); er sagt, nachdem

er Apogamie als Erzeugung eines Sporophyts durch den Gametophyten ohne geschlechtliche Fortpflanzung definirt hat: „Als ein Spezialfall von Apogamie ist vielleicht die Parthenogenesis aufzufassen. Freilich ist es hier eine Eizelle, welche das Embryo bildet, aber es ist doch sehr fraglich, ob diese Zelle weiblich, d. h. befruchtungsfähig ist. Ich vermute im Gegenteil, dass wenigstens bei den höheren Pflanzen eine befruchtungsfähige Eizelle sich nicht parthenogenetisch entwickeln kann, und dass auch eine zur Parthenogenesis befähigte Eizelle nicht befruchtungsfähig ist. Wenn es sich so verhält, so ist die parthenogenetische Eizelle keine geschlechtliche Zelle, und Parthenogenesis ist dann ein besonderer Fall von Apogamie". Und l. c., p. 45: „Ich möchte annehmen, dass ein wirkliches, befruchtungsfähiges Ei einer höheren Pflanze nicht ohne Befruchtung zum Embryo auswachsen kann, erstens weil es nicht die dazu erforderliche Anzahl von Chromosomen hat, und dann weil es ausschliesslich für die Empfängniss angepasst ist. Aber das Ei ist bei Antennaria alpina kein typisches, denn es hat nicht die für ein Ei charakteristische reduzirte Chromosomenzahl und ist auch nicht für eine Befruchtung angepasst, weil bei dieser Art Parthenogenesis die typische Fortpflanzung ist. Ich vermute auch, dass dieses parthenogenetische Ei zu einer Empfängniss durchaus unfähig ist". Und auch neuerdings noch nennt Juel (904 p. 2) die Parthenogenesis einen Spezialfall der Apogamie und verwirft (p. 5) die Annahme, „dass nur physiologische Faktoren für die Fortpflanzungsvorgänge massgebend sind, und dass die morphologische Ausbildung, besonders die Chromosomenzahl der betreffenden Zellen, bei diesen Vorgängen keine Bedeutung hat".

Ferner sieht auch Murbeck (901 p. 36) in der Embryobildung der parthenogenetischen Alchimillen „einen rein vegetativen Vorgang; der Same mit der daraus aufgewachsenen Pflanze ist, wie die Brutknospen und der Steckling, ganz einfach ein selbständig gewordener Teil der Mutterpflanze, und eben weil keine Befruchtung stattgefunden hat, ist der Abkömmling nur im Besitz solcher Eigenschaften, die das Mutterindividuum selbst kennzeichnen".

Und endlich ist auch Guérin (904 p. 81) der Ansicht, „que

la soidisant parthénogénèse ne mérite guère d'être distinguée de l'apogamie".

Kurz zusammengefasst haben die citirten Autoren also etwa die folgende Ansicht: Auch sie definiren Parthenogenesis als Entwickelung der unbefruchteten Eizelle zum Embryo, halten aber nur die Eizelle mit reducirter Chromosomenzahl für eine echte Eizelle und sehen in dem die somatische Chromosomenzahl besitzenden Ei nur ein eiähnliches Gebilde, das tatsächlich nur eine vegetative Zelle des Sporophyten sei. Infolge dessen muss die Entstehung eines Keimes aus ihr völlig gleichgesetzt werden der Entstehung eines solchen aus einer Nucellarzelle, und daher ist die Benennung des ganzen Vorganges als Parthenogenesis unzulässig.

Der Kernpunkt der ganzen Frage ist offenbar, was unter einem „echten" Ei zu verstehen ist, ob ein morphologisch durchaus typisch gestaltetes Ei (oder Spermatozoon) dann den Anspruch auf diese Bezeichnung verliert, wenn seiner Bildung keine Reduktionsteilung vorausgegangen ist, und ob es dann als gleichwertig einer an den Embryosack grenzenden Nucellarzelle anzusehen ist.

Strasburger führt Nichts weiter als Beweis seiner Ansicht an, dass nur das ein echtes Ei sei, das die haploide Chromosomenzahl besitzt; es erscheint ihm selbstverständlich, dass das Ei mit diploider Chromosomenzahl eine rein vegetative Körperzelle ist. Darin scheint mir eine Überschätzung der Bedeutung zu liegen, die die Chromosomenzahl für den physiologischen Charakter der Zelle hat. Das Ei — und dasselbe gilt selbstverständlich auch für das Spermatozoon — unterscheidet sich doch zweifellos von anderen Körperzellen nicht lediglich durch den Besitz der reducirten Chromosomenzahl, sondern noch durch andere Eigenschaften. So dürfte es z. B. meines Erachtens zum mindesten sehr wahrscheinlich sein, dass das Ei und die Spermatozoen etwa eines Asplenium-Prothalliums von den anderen Zellen dieses Prothalliums sehr wesentlich verschieden sind, obwol beiderlei Zellarten gleiche Chromosomenzahl besitzen und aus den Produkten derselben Reduktionsteilung hervorgegangen sind.

Und ebenso wissen wir ja, dass alle die zahllosen somatischen Zellen des Sporophytenkörpers trotz — im Allgemeinen — gleicher Chromosomenzahl doch in ihren morphologischen Eigenschaften und physiologischen Leistungen tausendfach von einander verschieden sind; auch in ihrer Entwickelungsfähigkeit: es kann beispielsweise bei gewissen Pflanzen in Regenerationsvorgängen etwa eine Cambiumzelle eine neue Pflanze liefern, eine Epidermiszelle aber nicht, obwol die Kerne beider Zellen über die diploide Chromosomenmenge verfügen. So erscheint mir schon auf Grund dieser Ewägungen der Schluss ungerechtfertigt zu sein, dass dem Ei in Fällen somatischer Parthenogenesis allein wegen des Besitzes der doppelten Chromosomenzahl der Charakter als Ei abzusprechen sei. Denn aus ihnen geht hervor, dass über die specifischen physiologischen und mophologischen Eigenschaften einer Zelle nicht die Zahl der Chromosomen entscheidet.

Was also für das Wesen des „echten” Eies charakteristisch ist, das kann nicht die reducirte Chromosomenzahl sein, — die Eigenschaft, diese zu besitzen, teilt es ja überdies mit allen anderen Zellen des Gametophyten —, sondern das müssen ausser seiner äusseren morphologischen Ausbildung seine specifischen physiologischen Eigenschaften sein.

Was nun zunächst die äussere morphologische Gestaltung anbelangt, so ist bekanntlich der Eiapparat aller bisher untersuchten parthenogenetischen Phanerogamen durchaus „normal” ausgebildet. Sowol der fertige Zustand als auch die entwickelungsgeschichtlichen Vorgänge in der keimenden Makrospore verlaufen — von der unterbleibenden Reduktionsteilung vorderhand abgesehen — durchaus nach dem typischen Schema. Von dieser Seite aus also ist gegen die Einatur der Zelle, die bei somatisch parthenogenetischen Pflanzen den Embryo liefert, gewiss nichts einzuwenden. Sie muss ebenso als Ei bezeichnet werden wie etwa ein typisch gestaltetes, aber diploidchromosomiges Spermatozoon Spermatozoon genannt werden müsste, oder wie das apospor erzeugte und typisch gestaltete, Antheridien tragende Prothallium von Nephrodium pseudo-mas Rich. var. cristata apospora Druery als Prothallium bezeichnet und ange-

sehen werden muss, obwol es die Chromosomenzahl des Sporophyten führt (DIGBY 905). So sagt auch WALDEYER (903 p. 420) mit Recht von tierischen doppeltchromosomigen Eiern: „Es muss hervorgehoben werden, dass es sich durchaus um regelrecht gebildete, mit allen Attributen versehene Eier handelt, nicht um „Pseudova", wie man die parthenogenetischen weiblichen Sexualzellen früher wohl angesehen hat".

Wie verhält es sich nun aber mit den physiologischen Eigenschaften des Eies? Man kann die Summe dieser, durch die das Ei sich von allen andern Zellen des Organismus (abgesehen vielleicht von den Synergiden) unterscheidet, wol am kürzesten dahin zusammenfassen, dass man das Ei als befruchtungsbedürftig und befruchtungsfähig bezeichnet. Wenn es sich nun zeigen liesse, dass sowol die Befruchtungsbedürftigkeit wie auch die Befruchtungsfähigkeit von der Chromosomenzahl abhingen, und dass dem Ei mit unreducirter Chromosomenzahl beide Eigenschaften abzusprechen seien, so würde STRASBURGER Recht haben, wenn er in diesem Ei eine nur wie ein Ei geformte vegetative Zelle erblickt.

Aber weder mit der Befruchtungsbedürftigkeit noch mit der Befruchtungsfähigkeit hat offenbar die Chromosomenzahl direkt irgend etwas zu tun.

Die *Befruchtungsbedürftigkeit* spricht sich darin aus, dass das Ei nur dann seine Entwickelung beginnen kann, wenn es vorher mit einer anderen Keimzelle verschmolzen ist; dabei findet eine Verdoppelung der Chromosomenzahl statt, ohne übrigens das alleinige Phänomen zu sein. Wenn es nun diese Verdoppelung der Chromosomenzahl wäre, die dem Ei die ihm bisher mangelnde Entwickelungsfähigkeit verliehe, dann könnte man allerdings schliessen, dass eine der beiden wesentlichen Eicharaktere, die Befruchtungsbedürftigkeit, mit dem Besitze nur der haploiden Chromosomenmenge zusammenhinge, und dass dieser Charakter der Zelle fehle, die bei somatisch parthenogenetischen Organismen den Embryo liefert.

OVERTON (904 p. 281) macht denn auch in der Tat dle Annahme, dass der Besitz der somatischen Chromosomenzahl allein

schon dem Ei die Entwicklungsfähigkeit garantire, wenn er bei Thalictrum purpurascens die Befruchtung für „überflüssig" erklärt, weil infolge der unterbliebenen Reduktion im Ei die somatische Chromosomenzahl vorhanden sei. Ebenso bezeichnen es Korschelt und Heider (904 p. 616) ausdrücklich als sehr auffallende Tatsache, dass die parthenogenetischen, Drohnen liefernden Eier der Biene in ihren Kernen nur die reducirte Chromosomenzahl aufweisen und trotzdem entwickelungsfähig sind. Auch Strasburger bemerkt in seiner Alchimillen-Arbeit (904 p. 141), eine spontane Vermehrung der Chromosomen von der generativen auf die vegetative Zahl hätte bei den nicht parthenogenetischen Alchimillen „bei der sonstigen Neigung der Eualchimillen zur Apogamie wohl genügt, um die Keimbildung auszulösen".

Demgegenüber hatte ich schon in der vorläufigen Mitteilung ausgeführt, dass zwischen dem Besitze der einfachen oder doppelten Chromosomenzahl einer Zelle und ihrer Fähigkeit oder Unfähigkeit zur Entwickelung keinerlei direkte kausale Beziehungen bestehen oder zu bestehen brauchen. Denn es befähigt weder der Besitz der somatischen Chromosomenzahl an sich zur Entwickelung, noch ist das Vorhandensein nur der reducirten Zahl notwendig mit Unfähigkeit zur Entwickelung verknüpft. Ersteres erhellt aus der Tatsache, dass zahllose Zellen des Somas, trotzdem sie mit der Vollzahl von Chromosomen ausgestattet sind, doch durchaus entwickelungsunfähig sind, (falls nicht besondere Reizanlässe dazukommen). Letzteres geht aus der Teilungs- und Regenerationsfähigkeit der Zellen in den Gametophyten von Moosen, Farnen u. s. w. hervor, sowie aus der Möglichkeit der Merogonie und der generativen Parthenogenesis bei verschiedenen Tieren und wol auch bei Marsilia.

In den Fällen der Merogonie ist es sicher, dass die Entwickelung des mit einem Spermatozoon befruchteten kernlosen Eibruchstückes eintritt, obwol nur ein Kern mit der reducirten Chromosomenzahl zur Verfügung steht. Dabei wird, was wenigstens für Seeigel durch Boveri (905 p. 34) und Krahelska (905) zweiffellos feststeht, die somatische Chromosomenzahl *nicht*

wiederhergestellt, und doch verläuft die Entwickelung, soweit sie sich verfolgen lässt, normal.

Auch für Marsilia ist es mindestens sehr wahrscheinlich, dass Eier mit reduzirter Chromosomenzahl bei Reizung durch Temperaturerhöhung entwickelungsfähig sind, da NATHANSOHN (900) durch Einwirkenlassen höherer Temperaturen auf die keimenden Sporen den Procentsatz der sich ohne Befruchtung entwickelnden Eier nicht unerheblich steigern konnte. Hier läge also generative Parthenogenesis in unserem Sinne vor. Ob dabei eine Ergänzung der Chromosomenzahl stattfindet oder nicht, muss die cytologische Untersuchung ergeben. Als unmöglich kann eine solche Ergänzung nicht bezeichnet werden, eher als wahrscheinlich, da wir wissen, dass z. B. bei der generativen Parthenogenesis der Drohneneier von Apis eine regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl stattfindet (PETRUNKEWITSCHE 901), und zwar durch Spaltung der Chromosomen bei gleichzeitig unterbleibender Zellteilung. Dasselbe geht bei der Parthenogenesis von Rhodites rosae (HENKING 892) vor sich sowie bei anderen Hymenopteren und Lepidopteren (KORSCHELT und HEIDER 904 p. 615). Besonders lehrreich für die uns beschäftigende Frage sind die Angaben KOSTANECKIS (904) über Mactra, wonach man bei diesem Mollusk sowol Eier, die zwei, als auch solche, die nur einen oder sogar gar keinen Richtungskörper gebildet haben, künstlich zu parthenogenetischer Entwickelung veranlassen kann.

Aber auch aus dem Pflanzenreich lassen sich Fälle von spontaner Vermehrung der Chromosomenzahl anführen. So die bekannte von GUIGNARD (891 p. 147) entdeckte und von SARGANT (896) und MOTTIER (898) bestätigte plötzliche Vermehrung der Chromosomenzahl von 12 auf 16—30 im unteren Kern der keimenden Makrospore von Lilium martagon. Ferner hat neuerdings NĚMEC (905 p. 204 ff.) darauf hingewiesen, dass infolge von Verwundung in den Pleromzellen von Farnwurzeln und in den Wurzeln von Allium cepa hyperchromatische Kerne entstehen, deren reicher Chromatingehalt auf dem Besitz des Zwei- bis Vierfachen der normalen Chromosomenmenge beruht.

Da also die Möglichkeit einer spontanen regenerativen Ver-

doppelung der Chromosomen vorhanden ist und kein Grund zu der Annahme vorliegt, dass, was bei der einen Pflanze möglich ist, bei der anderen ausgeschlossen sein soll, so fällt damit ein theoretischer Einwand, den man gegen die Möglichkeit der generativen Parthenogenesis und die Fähigkeit der Eizelle mit haploidchromosomigem Kern, normale Keime zu liefern, anführen könnte. Überdies basirt dieser Einwand auf der Annahme, dass für eine typische Gestaltung und normale Entwickelung des Sporophyten die diploide Chromosomenzahl unerlässlich notwendig sei. So sagt STRASBURGER (905 p. 60): „Wenn ein Ei sich so schwer dazu entschliessen kann, mit reduzierter Chromosomenzahl in Entwicklung zu treten, so liegt es daran, dass die Generation, die aus ihm gebildet werden soll, auf die doppelte Chromosomenzahl angepasst ist". Und l. c., p. 61: „Aus diesem Versuch [Merogonie bei Seeigeln ohne Restitution der Chromosomenzahl] geht schlagend hervor, dass alle Merkmale der Art in der reduzierten Chromosomenzahl vertreten sind. Wenn also die sporophyten Generationen der Pflanzen die doppelte Chromosomenzahl für ihre Entwicklung verlangen, so spielt dabei nicht der Mangel bestimmter Erbeinheiten, sondern die Chromosomenmenge eine Rolle. Innerhalb dieser Grenzen kann die Annahme von A. PETRUNKEWITSCH zutreffen, dass die Zahl der Chromosomen als solche für eine normale Entwicklung in Betracht komme".

Ich möchte dieser Auffassung nicht ohne Weiteres zustimmen. Wie haben bei Pflanzen kein Beispiel künstlicher Parthenogenesis (von Marsilia abgesehen, bei der aber die parthenogenetisch erzeugten Embryonen nicht sehr weit aufgezogen wurden); wenn aber ein solches gefunden werden sollte, so ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass der aus der unbefruchteten Eizelle erwachsende Sporophyt bei durchaus typischer Gestaltung die reducirte Chromosomenzahl beibehält. Theoretisch steht dem Nichts entgegen, da ja eben die haploide Chromosomenzahl schon sämtliche Erbeinheiten enthalten muss. Und wir kennen ja eine Reihe von Fällen, wo trotz verschiedener Chromosomenzahlen durchaus gleiche Gestaltung vorhanden ist: ich erinnere

nochmals an die künstliche Parthenogenesis der Seeigel, an die univalente und bivalente Varietät der Ascaris megalocephala, an die interessante Feststellung von BRAUER (893), wonach bei Artemia salina sonst ganz gleich gestaltete Individuen mit differenter Chromosomenzahl vorkommen, die einen, parthenogenetischen Ursprungs, haben ihrer 84, die anderen, amphimiktischer Entstehung, haben 168. Ferner hat LLOYD WILLIAMS (904) erwiesen, dass die beiden Generationen von Dictyota trotz ihrer verschiedenen Chromosomenzahl doch äusserlich in ihren vegetativen Teilen völlig gleichgestaltet sind, und andrerseits wissen wir durch DIGBY (905 p. 465), dass bei aposporen Farnen der Gametophyt typischen Habitus annehmen und normal Antheridien tragen kann, obwol er die für den Sporophyten charakteristische Chromosomenzahl besitzt.

Hiernach ist es als durchaus möglich zu bezeichnen, dass auch bei einer höheren Pflanze das Ei mit der reducirten Zahl der Chromosomen ohne Verdoppelung derselben in Entwickelung eintreten und ein normal gestaltetes Individuum liefern kann. In diesem Falle würde dann natürlich bei der Entstehung der Sporen die Reduktion nicht nur bei der Entwickelung der Makrospore, sondern auch bei der der Mikrosporen unterbleiben müssen, und wenn sich weiterhin Falle natürlicher Parthenogenesis finden sollten, wobei weder bei der Embryosackentwickelung noch bei der Pollenbildung eine Reduktion stattfindet, oder wo bereits die Gonotokonten der Mikrosporen degeneriren, ohne sich zu teilen, so könnte es sich dabei sehr wol um generative Parthenogenesis handeln, bei der der ganze Entwickelungscyclus mit der haploiden Chromosomenzahl durchlaufen wird. —

Aus alledem geht jedenfalls zur Genüge hervor, dass die Chromosomenzahl an sich mit der Teilungs- und Entwickelungsfähigkeit direkt Nichts zu tun hat, vorausgesetzt natürlich, dass mindestens die haploide Chromosomenzahl vorhanden ist [1]). In

1) Die Teilungs-, nicht aber die Entwickelungsfähigkeit ist aber übrigens auch schon vorhanden, wenn nur ein Bruchteil der reduzirten Chromosomenzahl zu Gebote steht, wie die Beobachtungen JUELS (897) an versprengten Chromosomen im Pollen von Hemerocallis fulva und die Versuche von STEVENS (902) an Echinus microtuberculatus beweisen.

seiner neuesten Arbeit sagt denn auch STRASBURGER (905 p. 59): „Die reduzierte Chromosomenzahl hebt an sich die Teilungsfähigkeit des Kernes nicht auf" [1]). Damit ist denn freilich zugestanden, dass man auch nicht umgekehrt vom Besitz der somatischen Chromosomenzahl ohne Weiteres auf Entwickelungsfähigkeit schliessen darf, dass man also zwischen dem Ei mit diploider und dem mit haploider Chromosomenzahl hinsichtlich ihres Befruchtungsbedürftigkeit lediglich auf Grund der verschiedenen Chromosomenzahlen keinen wesentlichen Unterschied construiren darf. Mit anderen Worten, wenn das Ei der somatisch parthenogenetischen Pflanzen sich als entwickelungsfähig erweist, so kann der Umstand, dass bei seiner Entstehung die Reduktion der Chromosomenzahl unterblieb, nicht das Moment sein, dem diese Entwickelungsfähigkeit zu verdanken ist, und da also das einfach- und das doppeltchromosomige Ei in gleicher Weise an sich entwickelungsunfähig und befruchtungsbedürftig sind, so fällt damit einer der Hauptgründe weg, wegen deren man das eine als „echtes" Ei, das andere nur als eiähnliche, vegetative Zelle ansehen könnte. Wie befinden uns mit dieser Auffassung übrigens in Übereinstimmung mit R. HERTWIG, der (903 p. 488) ausdrücklich bemerkt, die Reduktion stehe „mit der für die Parthenogenese charakteristischen spontanen Entwickelungsfähigkeit des Eies in keinem engeren ursächlichen Zusammenhang".

Ist nun aber das im Besitz der somatischen Chromosomenzahl befindliche Ei in der Tat an sich ebenso entwickelungsunfähig wie das Ei mit reducirtem Kern? Zeigt nicht vielmehr grade sein Verhalten bei der somatischen Parthenogenesis, dass es entwickelungsfähig ist?

Gewiss nicht. Das zeigt nur, dass es sich entwickelt, genau so, wie sich das Ei der generativ parthenogenetischen Organismen entwickelt, obwol es nur die halbe Chromosomenmenge besitzt. Das ist ja eben das Wesen der Parthenogenesis, dass bei ihr

1) Freilich bemerkt er in seiner wenig später erschienenen Arbeit über Drimys Winteri (STRASBURGER 905*a* p. 224) wieder: »Trotz seiner hohen Chromosomenzahl neigt der sekundäre Endospermkern unter normalen Verhältnissen nicht zur Teilung . . . Er braucht hierzu die Substanz des Spermakerns".

der Reiz, der dem an sich entwickelungsunfähigen Ei die Entwickelungsfähigkeit verleiht, nicht in der Befruchtung, sondern in irgend einem anderen Faktor besteht. Unsre eben angestellten Erörterungen zeigen, dass als solcher die Chromosomenzahl jedenfalls nicht in Betracht kommt. Worin dieser Reiz besteht, wissen wir nicht, und das können wol auch nur experimentelle Untersuchungen entscheiden.

Denkbar wäre es natürlich, dass über die Entwickelungsfähigkeit des Eies somatisch parthenogenetischer Pflanzen schon zu der Zeit entschieden würde, wo das Unterbleiben der Reduktion inducirt wird. In diesem Falle würde sich dieses Ei allerdings vielleicht wesentlich von dem generativ parthenogenetischer Organismen unterscheiden, wenn man nicht, was a priori ebenso statthaft wäre, annehmen wollte, dass auch dessen Entwickelungsfähigkeit bereits zum gleichen Zeitpunkte vorbestimmt wird. Aber dieser Unterschied würde nicht auf den verschiedenen Chromosomenzahlen der beiderlei Eiarten beruhen, und überdies würde damit das Ei mit nichtreducirter Chromosomenzahl noch lange nicht den Charakter als rein vegetative Körperzelle erhalten und einer beliebigen Nucelluszelle gleichwertig werden, sondern Ei bleiben. Ob dem so ist, oder ob bei beiden Eiarten erst dann die Entwickelungsfähigkeit hergestellt wird, wenn sie fertig ausgebildet sind und etwa die Endospermbildung beginnt, lässt sich selbstverständlich theoretisch nicht entscheiden. Wir werden übrigens in anderem Zusammenhange nochmals auf die Frage zurückzukommen haben. —

Soweit die Befruchtungsbedürftigkeit. Nun die *Befruchtungsfähigkeit.* Hier lautet die Frage: müssen wir dem Ei somatisch parthenogenetischer Pflanzen auf Grund der Tatsache, dass es die volle Chromosomenzahl hat, die Befruchtungsfähigkeit absprechen, und ist sexuelle Kernverschmelzung nur zwischen Zellen mit einfachchromosomigen Kernen denkbar? An sich würde eine Bejahung der letzteren Frage gewiss plausibel erscheinen.

Sicheren Entscheid vermag natürlich auch über diesen Punkt nur das Experiment zu bringen. Immerhin lässt sich Verschie-

denes zu Gunsten der Annahme anführen, dass man nicht berechtigt ist, eine Eizelle lediglich deswegen für befruchtungsunfähig zu halten, weil ihr Kern die somatische Chromosomenzahl aufweist.

Zunächst möchte ich daran erinnern, dass bei der Befruchtung der meisten Phanerogamen ja stets der zweite Spermakern mit dem sekundären Embryosackkern verschmilzt, obwol dieser, da er durch die Vereinigung zweier reducirter Kerne entstand, die diploide Chromosomenzahl besitzt. Auch können bei verschiedenen Pflanzen einige bis viele Kerne miteinander zum teilungsfähigen sekundären Embryosackkern verschmelzen (Beispiele dafür gibt Strasburger 905*a*, 223 Anm. 1), woraus wieder hervorgeht, dass Chromosomenzahl und Verschmelzungsfähigkeit Nichts direkt miteinander zu tun haben. Ferner hat Němec (904) die interessante Entdeckung gemacht, dass sogar Kerne in vegetativen Zellen der Wurzel von Vicia Faba miteinander zu einem einheitlichen Kern verschmelzen können.

Gegen All das könnte man nun einwenden, es handle sich dabei nicht um Sexualprozesse, obwol dieser Einwand dem erstangeführten Falle gegenüber doch nicht ohne Weiteres statthaft wäre. Aber es lassen sich auch, obwol, was in der Natur der Sache liegt, viel hierhergehörige Beobachtungen noch nicht vorliegen, Vorkommnisse entsprechender Art anführen, deren sexueller Charakter unzweifelhaft ist. So hat z. B. Klebs beobachtet (vgl. Oltmanns 905 II p. 65), dass die Gameten von Protosiphon, die normalerweise natürlich zu je zwei copuliren, gelegentlich auch zu je drei zu einer Zygote verschmelzen können. Solche Fälle von Polyspermie sind vor Allem auch bei Tieren nichts Seltenes. Hier, speziell bei Seeigeln, sind sie auch cytologisch untersucht, und es hat sich dabei ergeben, dass alle drei Kerne miteinander zu einem einheitlichen Furchungskern verschmelzen [1]).

Besonders bemerkenswert aber sind für uns zwei von Boveri

1) Wenn sich dieser meist simultan drei- oder vierteilt, so beruht das nicht auf dem anderthalbfachen Chromatingehalt, sondern auf der Anwesenheit von 3–4 Centrosomen.

(888) und HERLA (895 p. 412) für Ascaris megalocephala beschriebene Fälle. Es handelt sich dabei um die regelrechte Befruchtung von Eiern, bei denen die Ausbildung der zweiten Polzelle unterblieben war, und die daher die nichtreducirte Chromosomenzahl besassen. Trotzdem konnten sie befruchtet werden, wie BOVERI für die univalente, HERLA für die bivalente Varietät des Wurmes feststellten, sodass also die Furchungsmitosen der ersteren nicht 2 sondern 3, die der letzteren nicht 4 sondern 6 Chromosomen besassen. Aus diesem Beispiel geht die Befruchtungsfähigkeit des Eies mit unreducirter Chromosomenzahl direkt hervor.

Ein ganz entsprechendes Beispiel liefern auf pflanzlichem Gebiete die von GERASSIMOW (901) zur Kopulation gebrachten, einen Überfluss an Kernmasse enthaltenden Zellen von Spirogyra. Obwol diese an sich schon die Chromatinmasse (und damit zweifellos auch die Chromosomenzahl) besassen, die sonst nur in dem Zygotenkern vorhanden ist, konnten sie doch sowol als männliche wie als weibliche Zelle bei der Kopulation fungiren und sowol mit einfachkernigen als mit doppelkernigen Partnern verschmelzen.

All das scheint mir zu beweisen, dass ein Ei, das die somatische Chromosomenzahl besitzt, keineswegs lediglich auf Grund dieser Tatsache als befruchtungsunfähig bezeichnet, dem Ei mit haploider Chromosomenzahl also als wesensverschieden gegenübergestellt werden darf. —

So führen uns unsre bisherigen Überlegungen zu dem Resultat, dass auch das Ei mit somatischer Chromosomenzahl als Ei anzusehen ist. Es ist doch trotz der gleichhohen Chromosomenzahl von allen anderen Körperzellen ebenso in seinen wesentlichen Eigenschaften verschieden wie das haploidkernige Ei, und wenn aus ihm (dem diploidkernigen Ei) ohne Befruchtung ein Embryo entsteht, so ist dieser Vorgang echte Parthenogenesis und nicht der Adventivkeimbildung aus Nucellarzellen oder der Apogamie gleichwertig.

Für die Richtigkeit dieser unseren Auffassung lassen sich nun ausser den eben angestellten theoretischen Erwägungen auch

noch zwei Tatsachen ins Feld führen. Erstens nämlich die Tatsache, dass Parthenogenesis, auch somatische, bekanntlich so gut wie nie, Adventivembryobildung aus Nucellarzellen dagegen so gut wie immer mit Polyembryonie Hand in Hand gehen. Wir müssen annehmen, dass in beiden Fällen ein besonderer spezifischer Reiz die jeweils in Entwickelung tretenden Zellen zur Embryogenese veranlasst. Wären nun Eizelle und Nucelluszellen physiologisch einander ganz gleich organisirt, so müsste man erwarten, dass beide Zellarten in gleicher Weise auf den Reiz reagirten, so wie wir ja auch sehen, dass bei der Adventivkeimbildung eine grössere Anzahl nebeneinandergelegener Nucelluszellen in Entwickelung zu treten beginnen. In Wirklichkeit aber verläuft die Sache eben so, dass entweder nur die Eizelle reagirt, oder nur die Nucelluszellen, obwol beide in unmittelbarer Nachbarschaft gelegen sind, und obwol im letzteren Fall, so z. B. bei Funkia, Citrus u. s. w., die Eizelle sogar befruchtet worden ist, ihr also dieselbe Chromosomenzahl wie den Nucelluszellen zur Verfügung steht. Dieser Umstand spricht meines Erachtens deutlich dafür, dass Ei und Nucelluszellen, auch wenn sie beide die gleiche Chromosomenzahl haben, doch in ihrem physiologischen Charakter verschieden sind.

Auf die Wichtigkeit der zweiten Tatsache für das Verständnis der Parthenogenesis hat bereits Regel (859 p. 43) kurz hingewiesen. Sie besteht darin, dass asexuell, aus vegetativen Knospen hervorgegangene Nachkommen eines Individuums stets dessen Eigenschaften und vor Allem — bei diöcischen Pflanzen — dessen Geschlecht beibehalten. (Von den verhältnismässig seltenen Fällen von Knospenvariation u. dgl. dürfen wie hier absehen). Das zeigt auch z. B das bekannte Verhalten der Caelebogyne ilicifolia, die nur weibliche Nachkommen liefert. Und auch Murbeck erklärt (901 p. 36) „die merkwürdige Konstanz der Alchimillen" damit, „dass die Embryobildung ein rein vegetativer Vorgang ist; der Same mit der daraus aufgewachsenen Pflanze ist, wie die Brutknospen und der Steckling ganz einfach ein selbständig gewordener Teil der Mutterpflanze, und eben weil keine Befruchtung stattgefunden hat, ist der Abkömmling

nur im Besitz solcher Eigenschaften, die das Mutterindividuum selbst kennzeichnen".

Wenn also das Ei mit unreducirtem Kern in der Tat nicht sexuell, sondern einer beliebigen Körperzelle gleichwertig wäre, so dürften aus ihm — bei diöcischen Organismen mit somatischer Parthenogenesis — stets nur weibliche Pflanzen hervorgehen.

Nun ist das bekanntlich auch bei Chara crinita ausnahmslos der Fall. Doch lässt sich gerade diese Pflanze nicht zur Entscheidung unserer Frage heranziehen, da bei den Charen die Ausbildung der Sexualorgane ohne Reduktion erfolgt. Wenigstens haben Debski (897 und 898) und Götz (899) das für Chara fragilis festgestellt, und es liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass das bei Chara crinita anders sein sollte.

Von höheren Pflanzen, für die Parthenogenesis angegeben wird, sind Antennaria, Thalictrum und Bryonia diöcisch.

Bei der ersterwähnten Gattung sind (Kerner 876, Juel 900) männliche Individuen selten, kommen aber vor, und es wäre wol denkbar, dass es bei Antennaria alpina neben der parthenogenetisch gewordenen noch eine sexuell gebliebene, aber im Verschwinden begriffene Rasse gäbe, deren Nachkommen männliche und weibliche Stöcke in vielleicht etwas zu Gunsten der letzteren verschobenem Procentsatz lieferten, sodass also das Auftreten männlicher Abkömmlinge bei den parthenogenetisch entstandenen Keimen nicht vorkäme. Ehe hierüber Nichts Näheres bekannt ist, können wir das seltene Vorkommen männlicher Pflanzen bei Antennaria alpina nicht für die Entscheidung unsrer Frage verwenden, obwol die schlechte Ausbildung des Pollens bei den männlichen Exemplaren darauf hinzudeuten scheint, dass auch sie parthenogenetisch entstanden sind.

Sicher ist es dagegen für Thalictrum Fendleri, dass aus parthenogenetisch erzeugten Samen nicht nur weibliche, sondern auch männliche Pflanzen hervorgehen (Day 896 p. 241: The seeds were planted and yielded abundantly staminate and pistillate flowers). Auch bei Thalictrum purpurascens scheint das der Fall zu sein. Overton (902 und 904) macht zwar keine ausdrücklichen Angaben über das Geschlecht der Pflanzen, die

aus parthenogenetisch gewonnenem Samen hervorgegangen waren, und zudem wird der Fall hier dadurch complicirt, dass die Parthenogenesis nicht streng habituell ist, da ein Teil der Blüten befruchtungsbedürftig ist und ohne Bestäubung keine Samen gibt. So könnte man annehmen, dass die männlichen Abkömmlinge immer nur aus befruchteten Eiern hervorgingen. Da aber nach OVERTONS Angaben isolirte und vor Bestäubung geschützte weibliche Pflanzen procentisch ebensoviele parthenogenetische Samen lieferten wie die der Bestäubung freigegebenen normalen, so müsste man dann erwarten, dass die Zahl der männlichen Pflanzen nur etwa ein Drittel von der der weiblichen wäre, und darüber wird Nichts angegeben, obwol es zweifellos aufgefallen sein müsste.

Was endlich Bryonia anbelangt, so sind nach BITTER (904) hier die parthenogenetisch entstandenen Stöcke, soweit die allerdings nicht sehr ausgedehnten Erfahrungen bisher reichen, alle *männlich*.

Schalten wir den letzterwähnten Fall aus, da noch nicht bekannt ist, ob Bryonia dioica somatisch oder generativ parthenogenetisch ist, so bleibt doch die Tatsache, dass bei Thalictrum Fendleri sicher, und bei Thalictrum purpurascens und Antennaria alpina wahrscheinlich aus dem sich ohne Befruchtung entwickelnden, einen diploidchromosomigen Kern besitzenden Ei nicht nur weibliche, sondern auch männliche Individuen hervorgehen [1]). Und das scheint mir ein deutlicher Hinweis darauf zu sein, dass die somatische Parthenogenesis der Adventivkeimbildung *nicht* gleichgestellt werden darf, da bei der letzteren wie bei jeder anderen rein vegetativen Vermehrung — von ganz seltnen Ausnahmefällen abgesehen — immer gleichgeschlechtliche Nachkommen entstehen.

Nun könnte man hier einwenden, dass über das Geschlecht

1) Im Anschluss an das oben Dargelegte sei erwähnt, dass bei Tieren, die zur Parthenogenesis befähigt sind, aus der unbefruchteten Eizelle je nach der Spezies entweder nur Weibchen (z. B. bei Cladoceren) oder nur Männchen (z. B. bei Bienen und Ameisen) oder aber gemischte Brut hervorgehen (z. B. bei Bombyx, Blattläusen u. s. w.). Man vergl. die zusammenfassende Darstellung von TASCHENBERG (892).

erst während der Entwickelung durch äussere Faktoren entschieden würde. Aber demgegenüber ist zunächst anzuführen, dass man heute wol allgemein umgekehrt zur Annahme einer Vorbestimmung des Geschlechtes im befruchteten Ei neigt (man vergl. u. a. die Zusammenstellung von O. Schultze 904 und die Bemerkungen von Correns 905, p. 253). Ferner müsste man, falls nachträglich äussere Faktoren maassgebend wären, natürlich auch erwarten, dass diese Faktoren auch gelegentlich bei der Entwickelung adventiv entstandener Keime z. B. bei Caelebogyne ilicifolia die Entstehung männlicher Blüten oder Individuen induciren müssten.

Jedenfalls verdient die Frage nach dem Geschlecht parthenogenetisch entstandener diöcischer Pflanzen die Aufmerksamkeit künftiger Untersucher. Wenn es sich bewahrheitet, dass in der Tat aus Eiern mit unreducirter Chromosomenzahl im Kern beide Geschlechter in normalem Procentsatz hervorgehen können, so würde daraus hervorgehen, dass die Geschlechtsbestimmung auch sonst nicht bei der Reduktionsteilung zu erfolgen braucht, eine Folgerung, die angesichts der neuen interessanten Untersuchungen Wilsons (905) über die Geschlechtsbestimmung bei gewissen Insekten und die Rolle des accessorischen Chromosomas dabei besondere Bedeutung gewönne.

Für uns ergibt sich jedenfalls aus alledem, dass die Eizelle, auch wenn sie die somatische Chromosomenzahl infolge unterbliebener Reduktionsteilung besitzt, doch von den anderen Zellen des Körpers wesentlich verschieden ist, dass demnach auch somatische Parthenogenesis nicht mit vegetativer Adventivembryobildung identisch sein kann.

Es dürfte sich daher, um nun nochmals auf die Nomenclaturfrage zurückzukommen, empfehlen, die Unterscheidung zwischen *somatischer* und *generativer Parthenogenesis* beizubehalten und die Bezeichnung *Apogamie* für die Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten zu reserviren. Ursprünglich war ja freilich der Begriff der Apogamie, wie ihn de Bary (878), von dem er stammt, auffasste, ein weiterer: er umfasste alle Fälle von Verlust des geschlechtlichen Fortpflan-

zungsvermögens und dessen Ersatz durch einen anderen Reproduktionsvorgang. Seither ist es aber üblich geworden, den Begriff Apogamie enger zu umgrenzen.

Zuerst war es wol Juel (900 p. 40), der darunter nur die Erzeugung eines Sporophyten durch den Gametophyten ohne geschlechtliche Fortpflanzung verstand. Genau so definiren Coulter und Chamberlain (904 p. 210): „apogamy, being the production of a sporophyte by a gametophyte without the act of fertilization". In dieser Form umfasst die Definition sowol die bekannten Vorkommnisse bei Farnen als auch entsprechende bei höheren Pflanzen, wie z. B. die von Treub (898) entdeckte Embryobildung aus einer Endospermzelle bei Balanophora elongata. Dagegen berücksichtigt nur die Verhältnisse der Angiospermen die sonst mit den eben citirten übereinstimmende Definition von Guérin (904 p. 80): „L'Apogamie ne comprend que les embryons naissant dans le sac embryonnaire, aux dépens de toute cellule autre que l'oosphère, tandis que le bourgeonnement s'applique à tous les embryons nés en dehors du sac, aux dépens du nucelle (Coelebogyne, Funkia, Nothoscordon, Citrus, etc.) ou du tégument (Allium odorum)". Und ebenso versteht Treub (905 p. 149) unter Apogamie diejenigen Fälle, „où l'amphimixie fait défaut, et dans lesquels l'embryon tire son origine d'un élément quelconque né dans le sac embryonnaire, à l'exception de l'oosphère".

Strasburger dagegen sieht auch in der Embryobildung aus dem Ei mit diploidchromosomigem Kern einen echten Apogamiefall (904 p. 113, 118). Auch in seiner neuesten Arbeit (905) spricht er noch von Apogamie, definirt aber gleichzeitig (905 p. 58) das Ei der „apogamen" Alchimillen und anderer sich ähnlich wie diese verhaltender Pflanzen als „eine vegetative, nur wie ein Ei geformte Zelle des *Sporophyts*" [1]).

Es ist klar, dass diese Auffassung der sonst geltenden Definition der Apogamie als asexueller Erzeugung eines Sporophyten durch den *Gametophyten* widerspricht, worauf auch de Candolle

1) Von mir gesperrt. W.

(905 p. 9) schon hingewiesen hat. Wenn die Eizelle der „apogamen" Alchimillen wirklich nur eine vegetative Zelle des Sporophyten ist, so ist die Entstehung eines Embryos aus ihr auch ein rein vegetativer, der Adventivkeimbildung aus Nucelluszellen oder der Vermehrung durch Ausläufer gleichwertiger Propagationsvorgang und der Apogamie z. B. von Balanophora elongata nicht analog. Apogamie könnte man den Vorgang nur dann nennen, wenn man in den Keimungsprodukten der Makrospore auch der somatisch parthenogenetischen Pflanzen auch trotz ihrer unreducirten Chromosomenzahl einen Gametophyten erblickt. Und unseres Erachtens muss man das auch tun, genau so, wie etwa das apospor erzeugte Prothallium gewisser Farne, das ja ebenfalls Geschlechtsorgane bildet, als Gametophyt aufzufassen ist, obwol es die volle Chromosomenzahl in seinen Kernen besitzt, und wie man die parthenogenetisch erzeugten Embryonen von Marsilia als Sporophyten auch dann noch ansehen müsste, wenn sie ihre Entwickelung mit reduzirter Chromosomenzahl begönnen und fortsetzten.

Da nun aber, wie unsre bisherigen Erörterungen wol gezeigt haben, das Ei auch im vollchromosomigen Gametophyten nicht ohne Weiteres jeder beliebigen vegetativen Zelle dieses gleichzustellen ist, so bleibt die Unterscheidung der aus ihm erfolgenden spontanen Embryogenese als somatische Parthenogenesis von den Fällen der Apogamie gerechtfertigt.

Nur dürfte es sich empfehlen, beide zusammen unter einen Oberbegriff zu subsummiren, der gleichzeitig auch andere verwandte Fälle mit umfasst und damit als Ersatz für den Begriff der Apogamie im *de Baryschen* Sinne dienen kann. Diesen letzteren Terminus selbst wieder in seine alten Rechte einzusetzen, nachdem sich seine Bedeutung spontan so gewandelt hat, dürfte Schwierigkeiten unterliegen. Ich schlage daher den nach Analogie von Amphimixis gebildeten Terminus *Apomixis* vor, der also zu definiren wäre als: Ersatz der verlorenen geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen anderen, ungeschlechtlichen Vermehrungsprocess. Als Unterarten der Apomixis wären dann zu unterscheiden

1.) vegetative Propagation, d. h. Ersatz der Befruchtung durch Ausläufer, blattbürtige Knospen, Adventivkeime aus Nucellarzellen u. s. w.
2.) Apogamie, d. h. apomiktische Erzeugung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten.
3.) Parthenogenesis, d. h. apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus einem Ei, und zwar,
   a) somatische Parthenogenesis, wenn das Ei einen Kern mit unreducirter Chromosomenzahl besitzt,
   b) generative Parthenogenesis, wenn sein Kern die reducirte Chromosomenzahl enthält. —

Wir wenden uns nun zur Besprechung der Frage nach der *Ursache* und *Auslösung* der Parthenogenesis. Strasburger (904 p. 144 ff.) meint, die „übermässige" Mutation der Eualchimillen, die sich in deren hochgradigem Polymorphismus ausspreche, habe den Verlust der Sexualität zur Folge gehabt. Die so veranlasste Sterilität ist nun nach seiner Ansicht auch die mittelbare Veranlassung geworden für die Ausbildung der apogamen Fortpflanzung, die sich bei ihnen einstellte. Auslösung dabei soll der Zufluss besondrer Nährstoffe nach den Samenanlagen gewesen sein (l. c., p. 145): „Da die sexuelle Keimerzeugung unterblieb, so fanden diese Nährstoffe keine Verwertung und veranlassten schliesslich eine vegetative Weiterentwicklung des Archespors und damit auch die Bildung eines vegetativen Keimes".

Ganz ähnliche Anschauungen hatte übrigens schon früher Ernst (886) für Disciphania vertreten. Die Aehrenspindeln dieser diöcischen und nach Ernst parthenogenetischen Menispermacee schwellen nach der Anthese an der Spitze infolge intensiven Zuflusses von Nährmaterial keulenförmig an. Und da grade an diesen angeschwollenen Inflorescenzspitzen die Früchte sich ausbilden, vermutete Ernst in der reichlichen Nährstoffzufuhr die mögliche Ursache der Parthenogenesis [1]).

---

1) Solche Annahmen finden eine gewisse Stütze durch die Tatsache, dass bei der tierischen Parthenogenesis in der Tat gewisse Beziehungen zwischen Nahrungsquantität und Eintritt der parthenogenetischen Fortpflanzungsweise zu bestehen scheinen.

Aber gegen diese Annahme scheint mir doch Verschiedenes zu sprechen. Vor Allem die Erfahrung, dass ganz allgemein Organbildung und Wachstum nicht durch Stoffzustrom veranlasst werden, sondern dass umgekehrt sie die Zuwanderung der Nährstoffe reguliren (vgl. Pfeffer 897 p. 517 ff., p. 599 ff.). So wird zweiffellos auch in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle der starke Nährstoffzufluss zu den jungen Samenanlagen erst dann in Scene gesetzt, wenn die Befruchtung stattgefunden hat. Der sich entwickelnde Embryo oder die infolge der Bestäubung sich weiter entwickelnde Samenknospe gibt den Reiz für die Zufuhr der Nährstoffe ab, nicht umgekehrt die Stauung von Nährmaterial den zur Entwickelung des Samens. Und das gilt natürlich für die von Ernst untersuchte Disciphania genau wie für jede andere, normale Samenerzeugung; auch hier kann die Embryobildung als Primäres die starke Ansammlung der Nährsubstanzen sekundär veranlassen.

Ferner aber ist zu bedenken, dass nach Overton (904) bei Thalictrum purpurascens nebeneinander und wol unter wesentlich gleichen Ernährungsbedingungen Eier, die sich ohne Befruchtung entwickeln können, und solche, die dazu nicht imstande sind, entstehen.

Überdies sind zahlreiche Fälle bekannt, wonach Pflanzen, die bei Bestäubung reichlich Samen liefern, bei deren Ausbleiben selbst dann keine Samen ansetzen, wenn der Nährstoffzufluss ein so bedeutender ist, dass die Früchte sich äusserlich normal, aber taub entwickeln. Beispiele solcher Parthenokarpie sind seit Gaertner zahlreiche bekannt. Eins der frappantesten ist das neuerdings von Fruwirth (904) angegebene, wonach sich bei Helianthus annuus trotz ausbleibender Bestäubung die Fruchtknoten aller Blüten des ganzen Köpfchens zu äusserlich durchaus normalen, aber samenlosen Früchten umbilden. Hier hat zweifellos dieselbe Menge von Nährstoffen zur Verfügung gestanden, die sonst zur Entstehung samenhaltiger Früchte verwandt wird und ausreicht, dies Nährmaterial ist auch den Samenanlagen zugeströmt, trotzdem aber hat sich nicht ein Embryo entwickelt.

Es wäre hier allerdings denkbar, dass die Eizelle wenigstens

einen Anlauf zur Entwickelung genommen hätte, näher untersucht ist das nicht. Aber ich selbst habe im Sommer 1905 zahlreiche Versuche unternommen, bei verschiedenen reichblühenden Pflanzen durch Ausbrechen aller anderen Blüten einer Infloresceuz eine besonders starke Nährstoffzufuhr zu einer castrirten Blüte zu veranlassen: niemals fand sich bei cytologischer Untersuchung auch nur der erste Beginn einer parthenogenetischen Keim- oder Endospermentwickelung.

Man könnte dem noch entgegenhalten, dass ein solcher einmaliger Fall nicht viel beweise, und dass, falls das Experiment nur Jahrhunderte lang fortgesetzt werden könnte, der stets wiederholte Reiz schliesslich auch hier zum Eintritt der Parthenogenesis führen würde. Aber da ist z. B. an das Verhalten der Banane zu erinnern, die seit Jahrtausenden in Kultur ist und stets Früchte erzeugt, die so vollgepfropft mit Nährstoffen sind, dass sie als Nahrungsmittel verwendet werden, ohne aber jemals ausser in seltenen Ausnahmefällen Samen hervorzubringen. —

In andrer Weise als Strasburger suchen sich Overton (902 p. 372) und im Anschluss an ihn Coulter und Chamberlain (904 p. 212) die Auslösung der Parthenogenesis zurechtzulegen. Overton knüpft an Loebs bekannte Versuche über künstliche Parthenogenesis an und meint, dass die dichte Cytoplasmahülle, die bei Thalictrum purpurascens das Ei umgibt, und in der nachweisbar physikalische Aenderungen kurz vor der Eiteilung vor sich gehen, irgendwie den osmotischen Druck innerhalb des Eies verändert, und dass diese Aenderung wie bei Loebs Objekten entwickelungsauslösend wirken. Abgesehen aber davon, dass das nur eine vorderhand durch keine Tatsachen gestützte Vermutung ist, entsteht dann sofort wieder die Frage, warum diese physikalische Zustandsänderung des Makrosporenprotoplasmas gerade nur in den parthenogenetischen Blüten von Thalictrum purpurascens auftritt und nicht auch bei den anderen, oder aber warum sie nur bei den ersteren den entwickelungserregenden Erfolg hat.

Coulter und Chamberlain acceptiren Overtons Vermutung und

meinen (l. c., p. 213), dass auch in anderen Fällen „an envelop of cytoplasm may result in the segmentation of the egg". So erwähnen sie z. B. als parthenogenesisverdächtig einige Burmanniaceen, bei denen Treub (883) gefunden hat, dass sich das Ei erst teilt, wenn der Embrysack ganz mit Endosperm erfüllt ist, und bemerken im Anschluss daran: „In fact, all cases in which there is a long delay before the egg segments may be suspected of occasional parthenogenesis". Diese Vermutung scheint mir aber doch zu weitgehend zu sein, da es genug Fälle gibt, in denen auch solche Eier, die zweifellos der Befruchtung zur Weiterentwickelung bedürfen, sich nicht sofort nach deren Eintritt teilen. Als Beispiel sei Thea sinensis angeführt, die sicher nicht parthenogenetisch, ist, und bei der nach Cavara (898 p. 239) die Eizelle nach der Befruchtung in ein Ruhestadium eintritt, das bis acht Monate (von der Anthese an gerechnet) dauert; während dieser Zeit verhält sie sich „come una spora ibernante" und entwickelt sich erst weiter nach erfolgten Differenzirungen im Perikarp und den Samenhüllen.

Ebensowenig vermag die Erklärung der natürlichen Parthenogenesis zu befriedigen, die Loeb (906) auf Grund seiner Befruchtungstheorie gibt. Nach dieser besteht das Wesen der Befruchtung in der Hervorrufung resp. Beschleunigung eines bestimmten chemischen Prozesses im Ei, z. B. der Synthese von Chromatin aus gewissen Protoplasmabestandteilen; dieser Process kann im unbefruchteten Ei nicht vor sich gehen, da in diesem eine Hemmung resp. ein negativer Katalysator besteht, der durch das Spermatozoon beseitigt resp. unschädlich gemacht wird (l. c., p. 252). Bei der natürlichen Parthenogenesis nun „erfolgen die chemischen Vorgänge, welche zur Synthese von Chromatinsubstanz führen, spontan; sei es, dass das Ei schon den positiven Katalysator enthält oder selbst bildet, der sonst durch das Spermatozoon hineingetragen wird; oder sei es, dass es den negativen Katalysator oder die Hemmung nicht enthält, welche in den übrigen Eiern durch das Spermatozoon oder die künstliche Parthenogenese erst unschädlich gemacht oder beseitigt werden müssen" (l. c., p. 253).

Es ist klar, dass das keine Erklärung ist, sondern nun eine Umschreibung eben der zu erklärenden Tatsache, dass das Ei bei der natürlichen Parthenogenesis sich ohne Befruchtung spontan entwickelt, während es sonst der Befruchtung bedarf.

Wenn so diejenigen Erklärungsversuche der Parthenogenesis, die sich auf physiologische Erwägungen stützen, nicht befriedigen können, so gilt das erst recht von denjenigen, die biologische Momente zur Erklärung heranziehen. Strasburger tut das, wenn er (904 p. 152) sagt: „Wenn aber übermässige Mutation die Sterilität fördern sollte, so würde sie das Fortbestehen der betroffenen Art gefährden. Apogame Fortpflanzung stellt sich als Aushilfe in bestimmten Fällen ein, doch auch sie dürfte Rettung wohl nur für eine phylogenetisch begrenzte Zeitdauer bringen, da die apogame Art aller der Vorteile verlustig geht, welche die geschlechtliche Fortpflanzung mit sich bringt". Und ähnlich möchte Kirchner (904 p. 95) in der Parthenogenesis „eine Einrichtung sehen, welche in einer anderartigen Weise, als es die viel weiter verbreitete spontane Selbstbestäubung tut, dazu dient, um die Ausbildung von keimfähigen Samen in solchen Fällen sicher zu stellen, wo aus irgend einem Grunde der Eintritt von Befruchtung ungewiss oder schwierig geworden ist".

Wir finden sonst im Pflanzenreich allgemein, dass, wenn irgend Bestäubungsschwierigkeiten vorhanden sind oder entstehen, als Ersatz Autogamie oder Begünstigung der vegetativen Vermehrung eintreten. Und da innerhalb der Gattungen Alchimilla, Antennaria, Hieracium und Taraxacum nach Knuth (898) bei vielen Arten Selbstbestäubung vorkommt, und sich die Hieracium- und Alchimilla-Arten überdies durch reichliche Ausläuferbildung, Taraxacum durch grosse vegetative Regenerationskraft auszeichnen, so wird man kaum behaupten können, dass der Bestand der Art ohne die Einführung eines so ungewöhnlichen Erhaltungsmittels, wie es die Parthenogenesis ist, erheblich gefährdet gewesen sei.

Überdies basiren diese Überlegungen auf der Annahme, dass die Verbildung des Pollens als Primäres die Apogamie veranlasst habe (vgl. Overton 904 p. 279 und bes. Strasburger 904

p. 158). Und das erscheint mir nicht ohne Weiteres einleuchtend zu sein.

Denn erstens bleibt dabei die Frage offen, warum sich der Geschlechtsverlust nur auf die Mikrosporen beschränkte. Wissen wir doch, dass bei Bastarden, bei denen ja auch häufig Geschlechtsverlust eintritt, nicht nur die Mikrosporen-, sondern auch die Makrosporenentwickelung unnormal verläuft. Vor Allem aber hat ja Thalictrum purpurascens ganz normalen Pollen, und auch bei dem ganz parthenogenetisch gewordenen Hieracium aurantiacum ist, wie aus Mendels Bastardirungsversuchen hervorgeht (Correns 905 p. 249) der Pollen nicht völlig untauglich. Und da bei dieser Pflanze reichlicher Insektenbesuch stattfindet und auch spontane Selbstbestäubung möglich ist (Knuth 898 p. 693), so kann bei ihr jedenfalls fehlende Befruchtungsmöglichkeit nicht die Ursache für die Einführung der Parthenogenesis gewesen sein. Man wird das mit einigem Rechte verallgemeinern dürfen, nun aber natürlich nicht etwa umgekehrt behaupten wollen, der Pollen seinerseits habe sich, weil überflüssig geworden, verbildet. Es muss vielmehr als von vornherein wahrscheinlich bezeichnet werden, dass derselbe Complex von Ursachen, der die parthenogenetische Entwickelung der Eizelle resp. das Unterbleiben der Reduktionsteilung in der Makrosporenbildung veranlasste, auch für das Rudimentärwerden der Mikrosporen maassgebend war.

So können wir also weder über die Umstände, die phylogenetisch zur Einführung der Parthenogenesis geführt haben, noch über deren jedesmalige ontogenetische Auslösung irgend etwas Sicheres aussagen. Doch dürfte sich wol der letztere Punkt durch geeignete Experimente mit einer facultativ parthenogenetische Pflanze wie Hieracium auricula oder Thalictrum purpurascens bis zu einem gewissen Grade entscheiden lassen. Es wird dabei vor Allem festzustellen sein, ob über die spontane Entwickelungsfähigkeit der Eizelle schon definitiv zu der Zeit entschieden wird, wo die Unterdrückung der Reduktion vor sich geht, oder ob es auch bei somatischer Parthenogenesis — wie man das bei generativer als wahrscheinlich annehmen muss —

noch eines besonderen Reizes bedarf, um das Ei zur Entwickelung zu bringen. Man wird zunächst geneigt sein, sich für die erstere Eventualität zu entscheiden. Doch ist zu bedenken, dass auch bei Pflanzen mit somatischer Parthenogenesis keineswegs alle Eier Embryonen liefern, woraus freilich sichere Rückschlüsse auf mangelnde Entwickelungsfähigkeit der betreffenden Eier nicht gezogen werden können, sowie dass die Entwickelung von dem Moment an, wo das Unterbleiben der Reduktion inducirt wird, keineswegs eine kontinuirliche ist: im Gegenteil, nach allen vorhandenen Angaben beginnt sogar das parthenogenetische Ei verhältnismässig später mit seiner Entwickelung als das normal befruchtete, gleich als warte es eben auf den nötigen Anstoss.

Sicheres lässt sich aber solchen Überlegungen nicht entnehmen, hier muss das Experiment einsetzen. Doch wird das meines Erachtens mit Erfolg nur geschehen können, wenn die Frage nach der Auslösung der Parthenogenesis im Zusammenhang mit der nach den Ursachen der Zellteilung überhaupt behandelt wird; wenn die letztere beantwortet ist, so dürfte damit auch die erstere entschieden sein. Denn offenbar ist für die Entwickelung des Eies das Wichtigste die Inducirung der ersten Teilung, wenigstens bei Eiern, die im Verbande mit der Mutterpflanze keimen. Ist diese erste Teilung einmal inducirt, so scheint es keines weiteren besonderen Anstosses zu bedürfen, um die Weiterentwickelung zu veranlassen. Das Ei verhält sich hierin ohne Zweifel anders als andre Körperzellen. Werden diese durch Wundreiz oder sonst eine äussere Veranlassung zur Teilung angeregt, so liefern sie, solange sie wenigstens im Verbande mit der Mutterpflanze stehen, gewöhnlich keine jungen Keimanlagen, sondern nur Wundgewebe, eine Wurzel, Teile einer solchen u. dgl. Das beruht nun, wie wir für zahlreiche Pflanzen mit ziemlicher Sicherheit annehmen können, nicht etwa darauf, das die betreffenden Zellen nicht totipotent sind, sondern auf dem dirigirenden Einfluss der correlativen Beziehungen, die zwischen ihnen und dem Gesamtorganismus bestehen. Im Embryosack aber sind die correlativen Wechselbeziehungen offenbar derart,

dass sie die Entstehung eines Embryos aus einer einmal zur Teilung veranlassten Zelle begünstigen. Dafür spricht wenigstens auch das Vorkommen der Adventivembryobildung aus Nucellarzellen. —

Zum Schluss möchte ich noch auf eine wichtige theoretische Frage zu sprechen kommen, die in nahem Zusammenhang mit den im Vorstehenden behandelten Problemen steht: auf die Frage nach der *Bedeutung der Reduktion der Chromosomenzahl*. Die Ansicht, dass diese darin liegen könne, den Keimzellen die nötige Entwickelungshemmung zu verleihen, haben wie zurückweisen müssen (vgl. auch Jost 905 p. 450).

Am verbreitetsten ist wol die Annahme, dass die Reduktion ein vorbereitender Akt für die Befruchtung sei. So sagt noch ganz neuerdings O. Hertwig in seiner Allgemeinen Biologie (906 p. 282), die Reifung der Geschlechtsprodukte (d. i. eben die Reduktion) habe in jeder Hinsicht den Charakter eines Vorbereitungsprocesses für den Befruchtungsakt, und es werde uns ein Verständnis für sie erst dadurch eröffnet, dass wir sie zum Befruchtungsprocess in ursächliche Beziehung setzen. Die Bedeutung des Vorganges und der Grund seiner Einführung bestehe darin, dass durch ihn die sonst unvermeidliche Summation des Chromatins vermieden wird.

Wenn diese Auffassung zutrifft, dann hat allerdings Wilson (900 p. 233) Recht, wenn er sagt: „No phenomena of cell-life possess a higher theoretical interest than these [sc. the phenomena of maturation]. For nowhere in the history of the cell do we find so unmistakable and striking an adaptation of means to ends or one of so marked a prophetic character, since maturation looks not to the present but to the future of the germ-cells".

In gewissem Sinne kann man ja freilich von jedem Entwickelungsstadium sagen, es habe einen „prophetischen Charakter", das es an sich, besonders in den jüngeren Embryonalstadien, auch nur als Vorbereitung für Künftiges verständlich ist. Aber in diesem Falle handelt es sich doch wenigstens um Entwickelungsvorgänge, die an demselben Keime erfolgen derart, dass immer das eine Stadium notwendig auf das andre folgt und

aus ihm hervorgeht. Bei der Chromosomen-Reduktion dagegen handelt es sich um ein Geschehen, das — nach der eben citirten Ansicht — die Vorbereitung für ein Ereignis darstellt, dessen Eintritt keineswegs notwendig aus dem Geschehensein des vorbereitenden Vorganges folgt, sondern das den Organismus von aussen her trifft und abhängig ist von zahlreichen mehr oder weniger zufälligen Faktoren. Das reifende Ei kann es, um einmal diesen Ausdruck zu gebrauchen, nicht vorher wissen, dass es später mit einer anderen Zelle zu verschmelzen hat und deswegen nur halbe Kernmasse haben darf, während es bei der strengen Kontinuität der Embryonalentwickelung, bei der das eine Stadium immer mit innerer Notwendigkeit aus dem anderen folgt, weniger auffällig ist, dass jedes Stadium als die Vorbereitung auf die künftigen erscheint. Aber grade diese Vorahnung eines Vorganges, der die Keimzellen von ausserhalb trifft, und zu dessen Verwirklichung das Zusammenwirken zweier Individuen nötig ist, grade das gibt der Reduktion, wenn man sie als Vorbereitung für die Befruchtung auffasst, einen so ausgesprochen finalen, nur teleologisch verständlichen „prophetischen" Charakter.

Ganz anders wäre es, wenn die Reduktion nicht *vor*, sondern unmittelbar *nach* der Befruchtung vor sich ginge. Dann könnte man in ihr einen regulatorischen Vorgang erblicken, der dazu diente, das zu Gunsten des Kernes gestörte normale Gleichgewichtsverhältnis zwischen Kern und Plasma wieder herzustellen. In Wirklichkeit aber tritt eben bei der grossen Mehrzahl der Organismen die Reduktion, also derjenige Vorgang, der dazu bestimmt ist, die Kernplasmarelation trotz der sexuellen Kernverschmelzung konstant zu erhalten, ein, ehe diese — die Kernplasmarelation — gestört ist. Und damit ist bei dieser Auffassung der Reduktion ein so ausgesprochen finales Moment zur Erklärung herangezogen, dass meines Erachtens Erklärungsversuche den Vorzug verdienen, die in der Reduktion einen Vorgang erblicken, der „looks not to the future but to the present of the germ-cells".

Ein solcher Versuch liegt von botanischer Seite schon längst vor in Strasburgers (894, 897, 900) bekannter Theorie von der

periodischen Reduktion der Chromosomenzahl und ihrem Zusammenhang mit dem Generationswechsel. Wenn die Reduktion es bewirkt, dass die Chromosomenzahl nicht in jeder folgenden Generation verdoppelt wird, so sieht Strasburger darin nur ihren physiologischen Nutzeffekt; ihre „morphologische Ursache" ist aber seiner Ansicht nach (834 p. 823) „eine phylogenetische. Ich betrachte dieselbe als ein Zurückgehen auf die ursprüngliche Generation, aus der ja erst, nachdem sie geschlechtliche Differenzierung erlangte, die Produkte mit doppelter Chromosomenzahl hervorgingen. Nicht also um einen nachträglich ausgebildeten Reduktionsvorgang handelt es sich bei der Verminderung der Chromosomenzahl auf die Hälfte, vielmehr um die Wiederherstellung der ursprünglichen Chromosomenzahl, wie sie den Kernen jener Organismen zukam, die sich geschlechtlich erst differenziert haben". Und l. c., p. 825: „In den als Beispiel zunächst herangezogenen Pollen- und Embryosackmutterzellen der Angiospermen ist somit die Reduktion der Chromosomenzahl nicht als eine Vorbereitung zum Geschlechtsakt aufzufassen, sie bedeutet vielmehr nur den Beginn der neuen Generation, die mit der ursprünglichen Zahl von Chromosomen anhebt".

Bei dieser Auffassung, die sich auch auf das Tierreich übertragen lässt, wenn man im reifen tierischen Ei und Spermatozoon Makro- und Mikrosporen sieht, bei denen der ganze Inhalt der Spore zur Bildung eines einzigen Eies resp. Spermatozoons verwandt wird, scheint in der Tat die Einführung des vorhin charakterisirten teleologischen Faktors vermieden zu sein. Aber dem scheint nur so. Denn die sich sofort erhebende Frage, *warum* bei der Sporenbildung auf die haploide Generation zurückgegangen wird, wird nicht beantwortet.

Darin wird man Strasburger ja zweifellos Recht geben, dass die numerische Reduktion der Chromosomen als Folge, nicht als Vorbedingung der Befruchtung anzusehen ist. Auch das ist kaum zu bestreiten, dass sich ursprünglich die Reduktion zu Beginn der Entwickelung des Befruchtungsproduktes vollzog, wie das bei Coleochaete (Allen 905) und anderen Algen auch wirklich geschieht. „Doch die Auslösung, die zu der numerischen

Reduktion der Chromosomen führt, erfolgt allem Anschein nach bei den verschiedenen Organismen nicht auf dem gleichen Entwicklungsstadium. Sie mag in bestimmten Fällen gleich auf die Befruchtung folgen, sie findet in anderen Fällen erst am Schluss der aus dem Befruchtungsvorgang hervorgegangenen Generation statt" (Strasburger 897 p. 407).

Nun kann man sich allerdings mit Strasburger (900 p. 87) wol vorstellen, „dass die durch den Befruchtungsvorgang geschaffene zu grosse Chromosomenzahl die Veranlassung zu einer Verminderung dieser Zahl und somit zu dem Reductionsvorgange geworden sei". Aber offenbar gilt das nur dann, wenn die Reduktion unmittelbar beim Entwickelungsbeginne des befruchteten Eies, bei der Keimung geschieht. Wenn aber eine diploide Generation einmal eingeschoben war, eine Generation, die sich trotz der erhöhten Chromosomenzahl als lebensfähig erwies, sogar, wie die immer weiter fortscheitende Verdrängung der haploiden Generation zeigt, als besser lebensfähig wie diese, so konnte die durch die Befruchtung verdoppelte Chromosomenzahl nicht mehr als auslösende Ursache für die Reduktion, also für das Zurückgehen auf die haploide Generation in Betracht kommen.

Strasburger sagt (897 p. 406): die numerische Reduktion der Chromosomen erfolge in den geschlechtlich erzeugten Organismen periodisch, „um die durch den Befruchtungsakt verdoppelte Zahl der Chromosomen auf das ursprüngliche Verhältnis zurückzuführen". Warum aber diese Zurückführung auf das ursprüngliche Verhältnis nötig war oder angestrebt wurde, selbst dann, wenn der Besitz der doppelten Zahl ein vorzügliches Gedeihen ermöglichte, darüber wird damit Nichts ausgesagt, und es ist natürlich gerade zu erklären, warum die diploide Generation nicht Sporen oder Spermatozoen und Eier mit der doppelten Chromosomenzahl ausbildete, zumal wir ja wissen, dass Kerne mit der diploiden Chromosomenmenge sehr wol fähig sind, miteinander zu verschmelzen (vgl. p. 246). Aus der Verschmelzung der diploidkernigen Keimzellen wäre dann eine Zelle mit dem Vierfachen der haploiden Chromosomenzahl hervorgegangen, und wenn sich diese Zahl als zu hoch für die normale Entwickelung

erwiesen hätte, dann hätte man erst hier, und zwar sofort bei der Keimung, den Reduktionsvorgang erwarten müssen.

So scheint es mir, als ob auch STRASBURGERS Darlegungen unsre Hauptfrage, *warum* die Reduktion eintritt, nicht beantworteten. Die Gefahr und Möglichkeit bleibt dabei immer bestehen, dass das, worin STRASBURGER nur den „physiologischen Nutzeffekt" der Reduktion erblickt, nämlich die Verhütung der Chromatin-Summation, als Ursache des Prozesses aufgefasst wird, der damit seinen „prophetischen Charakter" beibehalten würde, da er eben in Vorahnung der künftigen sexuellen Verschmelzung stattfände. Selbstverständlich wird dadurch die Richtigkeit von STRASBURGERS Darlegungen über den Generationswechsel an sich nicht berührt. Die Frage nach der Ursache der Reduktion ist aber eben identisch mit der Frage, warum der Generationswechsel eingeführt wurde, und auf diese Frage geben uns die erwähnten Darlegungen keine Antwort. —

Ein ganz anderes Moment zur Erklärung des Wesens und der Bedeutung der Reduktion wurde bekanntlich von WEISMANN herangezogen, der in ihr ein Mittel zur Elimination besonders strukturirter Teile des Idioplasmas erblickt. Aber diese Hypothese ruht auf dem immer unsicherer werdenden Boden der Annahme, dass der Kern allein Träger der Erbmasse sei; zudem tritt das Teleologische der Erklärungsweise noch mehr in den Vordergrund, und überdies macht auch sie es nicht verständlich, warum die Reduktion vor und nicht nach der Befruchtung erfolgt. —

Als begründet muss jedenfalls die zuerst von STRASBURGER (894 p. 852) geäusserte Ansicht gelten, dass die Reduktion als solche, „so gross auch ihre Bedeutung für den Befruchtungsvorgang ist, nicht in unmittelbarer Beziehung zur Bildung der Geschlechtsprodukte steht". Worin aber liegt dann ihre Bedeutung und der Grund ihrer Einführung in den Entwickelungsgang? Wie mir scheint darin, dass *es den Organismen durch sie möglich wurde, mit einem Male ohne Mehraufwand von Kernmaterial die doppelte Anzahl von Sporen resp. Keimzellen zu bilden,* sodass mit geringstmöglichem Materialaufwand einer möglichst

grossen Individuenzahl die Vorteile der Amphimixis zugänglich gemacht werden konnten.

Der diploiden Generation fiel, wie sich Strasburger (894 p. 879) ausdrückt, im Allgemeinen die Aufgabe zu, die Pflanze auf vegetativem Wege in grosser Individuenzahl zu vermehren, also möglichst zahlreiche Sporen zu bilden. Wenn sie diese Sporen ohne Chromosomenreduktion ausbilden würde, so könnte sie, wie ohne Weiteres ersichtlich ist, mit derselben Kernmasse nur halb so viel Sporen liefern als sie es tatsächlich tut dank dem Umstande, dass jede Spore nur den haploiden Kern erhält. Und es bedarf wol keines besonderen Hinweises darauf, wie wertvoll dieses einfache Mittel, die Keimzahl zu verdoppeln, für den Organismus sein musste bei seinem bekannten Bestreben, eine möglichst grosse Zahl von Fortpflanzungszellen zu bilden.

Damit gewinnt aber auch der Reduktionsvorgang seine Bedeutung in sich selbst, und die ganze Anschauung ist auch ohne Weiteres übertragbar auf Organismen ohne Generationswechsel wie die Tiere, bei denen die Produkte der beiden Reifungsteilungen direkt die Geschlechtszellen selbst sind. Und wenn Organismen ohne geschlechtliche Fortpflanzung bei ihrer Sporenbildung keinen Reduktionsvorgang stattfinden lassen, obwol auch sie natürlich an sich möglichst viel Sporen zu bilden bestrebt sind, so beruht das natürlich einfach darauf, dass bei ihnen die Reduktion unmöglich ist, da sie ja nur haploide Kerne besitzen.

Ich kann an dieser Stelle nicht näher auf die Begründung dieser Ansicht über die Bedeutung der Reduktion und die Ursache des Generationswechsels eingehen. Nur die kurze Erörterung einer wichtigen Konsequenz kann ich nicht umgehen.

Nach unserer Ansicht von der Chromosomenreduktion liegt deren Bedeutung in der Halbirung der Kern*masse*. Eine solche Halbirung findet ja nun aber bekanntlich bei jeder normalen Kernteilung statt. Wenn ein Kern die Masse M besitzt, die sich aus n. m zusammensetzt, wobei n die Zahl der Chromosomen und m die Masse je eines Chromosomas (diese als gleichgross vorausgesetzt) bedeuten, so hat jeder Tochterkern nach der Karyokinese die Masse $n. \frac{m}{2} = \frac{M}{2}$. Wenn es sich also bei der

Reduktion um die Herabsetzung der Chromatinmenge handelt, warum wird dann vom gewöhnlichen Teilungstypus abgewichen? Offenbar deshalb, weil eine *dauernde* Halbirung der Kernmasse nur durch Eliminirung der Hälfte der Chromosomen möglich ist.

Ein Kern von der Konstitution n. $\frac{m}{2}$ ist nicht teilungsfähig und kann es nicht sein, da die Kernteilung, wie der Augenschein lehrt, nur erfolgt durch Längshalbirung *ganzer* Chromosomen m. Demgemäss finden wir also stets, dass nach seiner Rekonstituirung jeder Tochterkern neues Chromatin assimilirt, bis er wieder die Konstitution n. m besitzt. Es wäre nun allerdings denkbar, dass in den von der diploiden Generation erzeugten Sporen die Kerne n. $\frac{m}{2}$ durch irgendwelche Hemmungsvorrichtungen an der Chromatinsynthese verhindert würden. Aber abgesehen davon, dass die „ungesättigten" Chromosomen $\frac{m}{2}$ unter allen Umständen das Bestreben zu haben scheinen, sich zu m zu ergänzen, müssten diese Sporen doch, um sich teilen zu können, vorher ihre Halbchromosomen zu Ganzchromosomen regeneriren, und der Chromatingewinn wäre damit illusorisch.

Dagegen ist ein Kern von der Konstitution $\frac{n}{2} \cdot$ m, der also ebenfalls die Masse $\frac{M}{2}$ besitzt, sehr wol teilungsfähig, da er ja ganze Chromosomen hat. Auch braucht er dazu kein neues Chromatin zu assimiliren, ja er kann es wahrscheinlich gar nicht, da er nur „gesättigte" Chromosomen besitzt, wenn er sich nicht teilt. Und wenn er das tut, so haben die aus dieser Mitose hervorgehenden Tochterkerne die Konstitution $\frac{n}{2} \cdot \frac{m}{2} = \frac{M}{4}$ und können sich nur bis zur Masse $\frac{M}{2}$ ergänzen, da sie nur $\frac{n}{2}$ teilungsfähige Chromosomen besitzen, und ein Chromosoma über die Masse m hinaus allem Anschein nach nicht wachsen kann.

Es zeigt sich also in der Tat, dass nur durch Elimination der Hälfte der Chromosomen aus dem Kern dessen Masse dauernd halbirt werden kann. Damit ist die Notwendigkeit der heterotypischen Teilung erwiesen.

Warum nun auf sie, die an sich nach dem eben Dargelegten die Reduktion schon bewirken würde, da sie zwei Kerne von der Konstitution $\frac{n}{2} \cdot$ m schafft, unmittelbar noch eine zweite Teilung folgt, das erklärt man sich wol am besten mit Boveri

(904 p. 67) durch die Annahme, dass „überall, wo im typischen Verlauf sich eine Zelle zur Teilung vorbereitet und das Kerngerüst sich zu Chromosomen kontrahirt, mit diesem Prozess ganz fest die Zweiteilung dieser Elemente verbunden ist". So werden auch infolge der Bedingungen, die in der Zelle während der heterotypischen Teilung herrschen, die ganzen Chromosomen längsgespalten, wie das ja auch zu beobachten ist, und daher erhält jeder Tochterkern zwar $\frac{n}{2} \cdot m$ Chromosomen, jedes von diesen aber besteht aus 2 $\frac{m}{2}$, sodass die Gesamtzahl wieder n. $\frac{m}{2}$ beträgt. Die Reduktion würde daher in der Tat nicht zu einer dauernden Halbirung der Kernmasse führen, da die halben Chromosomen sich ergänzen würden, wenn nicht sofort die zweite Teilung einsetzte und die halben Chromosomen auf die Enkelkerne verteilte, sodass jeder von diesen $\frac{n}{2} \cdot \frac{m}{2}$ erhält und sich zu $\frac{n}{2} \cdot m = \frac{M}{2}$ ergänzt.

Da nun, wie wir eben sahen, infolge der Längsspaltung der Chromosomen bei der heterotypischen Mitose am Ende dieser jeder Tochterkern doch n. $\frac{m}{2}$ Chromosomen erhält, also dieselbe Zahl, die der Tochterkern auch durch die typische Karyokinese erhält, so könnte man meinen, die erste Reduktionsteilung brauche nicht heterotypisch zu sein. Aber nähere Überlegung zeigt, dass sie es doch sein muss. Denn nur dann kommen die n halben Chromosomen in einer Anordnung aus der Mitose heraus, die eine sofortige Trennung der beiden Hälften erlaubt. Wenn die n. $\frac{m}{2}$ Chromosomen, die durch eine typische Teilung geliefert werden, durch den Mechanismus der Mitose gleichmässig auf zwei Tochterkerne verteilt werden sollten, so müssten sie (vgl. Boveri 904 p. 65) vorher paarweise konjugiren. Das ist aber ein Vorgang, der, wie die lange Dauer der Prophasen der heterotypen Mitose beweist, lange Zeit erfordert, sodass sich die Halbchromosomen inzwischen wieder zu Ganzchromosomen ergänzt haben würden und bei der neuen Mitose wieder halbirt werden müssten.

Wenn wir also die Annahme machen, dass irgendwann im Entwickelungsgang der diploidkernigen Organismen in gewissen Zellen die Kernmasse auf den haploiden Zustand zurückgeführt

werden sollte, dann müssen wir notwendig zwei sich unmittelbar folgende Reduktionsteilungen theoretisch in der Form postuliren, wie sie tatsächlich auch beobachtet werden.

Es ist klar, dass diese Auffassung der Reduktionsteilung als eines Mittels zur Halbirung der Kernmasse auf der Hypothese von der Permanenz der Chromosomen beruht. Diese scheint mir aber so gut begründet zu sein, dass man trotz Ficks (905) Kritik meines Erachtens kaum noch an ihrer Richtigkeit zweifeln kann. Ich verweise da besonders auf Boveris neueste Schriften (904, 905).

Unsre eben entwickelte Anschauung wirft nun aber auch Licht auf das *Wesen der Chromosomen*, wie noch ganz kurz angedeutet sein möge. Wir hatten die Regulirung der Kernmasse in den Vordergrund gestellt. Dass diese und ihr Verhältnis zur Protoplasmamenge, die Kernplasmarelation, für den Organismus und sein normales Gedeihen von höchster Wichtigkeit ist, geht aus den bekannten Versuchen und Erörterungen von Gerassimow, Boveri, R. Hertwig, Driesch u. A. zur Genüge hervor. Von der Kernmasse hängt die Zellgrösse, von dieser die Zellenzahl und die Normalität der Entwickelung ab; wenn die Entwickelung normal verlaufen soll, dürfen Zellgrösse und damit Kernmasse nicht unter ein gewisses Minimum herabsinken und ein gewisses Maximum nicht überschreiten. Und daher ist die Aufrechterhaltung der normalen Kernplasmarelation von höchster Bedeutung.

Da nun die Kernmasse abhängig ist von der Chromosomenzahl, wie vor Allem Boveris (905) Versuche schlagend beweisen, so ist es also der Konstanz der Chromosomenzahl vor Allem zuzuschreiben, dass die Kernplasmarelation bei einem gegebenen Organismus im Wesentlichen konstant bleibt. Mit anderen Worten, man kann in den Chromosomen — ganz abgesehen von der Rolle, die sie etwa bei der Vererbung spielen — die *Regulatoren der Kernplasmarelation* sehen. Sie sind auch bei dieser Auffassung als äusserst wichtige Organe der Zelle zu betrachten, ohne dass man nötig hat, zur Erklärung ihrer Existenz, ihrer Zahlenkonstanz, ihrer Permanenz und ihres Verhaltens bei der

Mitose, Reduktion und Befruchtung ihnen hypothetische Eigenschaften als Erblichkeitsträger zu vindiciren.

Auf eine nähere Begründung dieser Anschauung über das Wesen der Chromosomen und eine ausführliche Darlegung ihrer Anwendbarkeit auf zahlreiche Probleme des Zellenlebens muss ich an dieses Stelle verzichten. —

Da der III. Teil meiner buitenzorger Untersuchungen voraussichtlich erst nach längerer Zeit wird erscheinen können, möchte ich zum Schlusse hier schon Gelegenheit nehmen, den Herren des buitenzorger Gartens, allen voran Herrn Professor Treub, für die jederzeit erwiesene Liebenswürdigkeit und freundliche Unterstützung meinen herzlichsten Dank anszusprechen.

Tübingen, Botanisches Institut. April 1906.

LITTERATUR.

Ch. E. Allen (905), Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Berichte d. deutschen botan. Gesellschaft. Bd. 23. 1905 p. 285–292.

G. Andersson och H. Hesselman (900), Bidrag till kännedomom Spetsbergens och Beeren Eilands kärlväxtflora. Bih. till Svensk Vet.-Akad. Handl. Bd. 26. Afd. 3. Nr. I. 1900.

A. de Bary (878), Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Botan. Zeitung. Bd. 36. 1878 p. 449.

F. H. Billings (901), Beiträge zur Kenntnis der Samenentwickelung. Flora Bd. 88. 1901 p. 253—318.

G. Bitter (904), Parthenogenesis und Variabilität der Bryonia dioica. Abhandl. d. Naturwiss. Vereins Bremen. Bd. 18. 1904 p. 99—107.

Th. Boveri (888), Zellen-Studien. 2. Die Befruchtung und Teilung der Eier von Ascaris megalocephala. Jena 1888.

— — (904), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.

— — (905), Zellen-Studien. 5. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena 1905.

A. Brauer (893), Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Archiv. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 43. 1893.

A. Braun (856), Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1856 p. 311—376.

A. de Candolle (905), La parthénogenèse chez les plantes d'après les travaux récents. Arch. des Sciences physiques et natur. 4. pér. Bd. 19. 1905 p. 259—272.

G. Capus (878), Anatomie du tissu conducteur. Ann. des sciences natur. 6. sér. Botan. Bd. 7. 1878 p. 209—291.

F. Cavara (898), Richerche sullo sviluppo d. frutto della Thea chinensis Sims. Boll. della Soc. botan. Ital. 1898 p. 238—241.
C. Correns (905), Gregor Mendels Briefe an Carl Naegeli. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. 29. 1905 p. 189—265.
J. M. Coulter and C. J. Chamberlain (904), Morphology of Angiosperms. London 1904.
D. D. Cunningham (888), On the phenomena of fertilization in Ficus Roxburghii Wall. Ann. of the Roy. Botan. Garden, Calcutta. Bd. 1. 1888. Appendix, p. 15—47.
M. Dalmer (880), Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 14. 1880 p. 530—566.
D. F. Day (896), Parthenogenesis in Thalictrum Fendleri. Botan. Gazette. Bd. 22. 1896 p. 241.
Br. Debski (897), Beobachtungen über Kerntheilung bei Chara fragilis. Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. 30. 1897 p. 227—248.
— — (898), Weitere Beobachtungen an Clara fragilis Desv. Ebda. Bd. 32. 1898 p. 635—670.
L. Digby (905), On the Cytology of Apogamy and Apospory. II. Preliminary Note on Apospory. Proceed. of the Roy. Soc. Londen. Ser. B. Bd. 76. 1905 p. 463—467.
A. W. Eichler (878), Blütendiagramme. Bd. 2. Leipzig 1878.
A. Ernst (886), A new case of parthenogenesis in the vegetable kingdom. Nature. Bd. 34. 1886 p. 549—552.
R. Fick (905), Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduction und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1905. Suppl.-Bd. p. 179—228.
C. Fruwirth (904), Beiträge zu den Grundlagen der Züchtung einiger landwirtschaftlicher Kulturpflanzen III. Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. Bd. 2. 904 p. 241—253.
C. Th. Frye (903), The embryosac of Casuarina. Botan. Gazette Bd. 36. 1903, p. 101—113.
M. Gard (903) Etudes anatomiques sur les Vignes et leur Hybrides artificiels. Act. Soc. Linn. Bordeaux. sér. 6. Bd. 8. 1903 p. 185—319.
G. Gasparrini (846), Notes sur l'origine de l'embryon dans les graines des plantes phanérogames. Ann. des sciences natur. 3. sér. Bd. 5. 1846 p. 305—312.
J. J. Gerassimow (901), Über den Einfluss des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou. 1901 p. 185—220.
E. Godlewski jun. (906), Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entwickelungsmechanik d. Organismen. Bd. 20. 1906 p 574—643.
K. Goebel (902), Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1902.
G. Goetz (899), Ueber die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Botan. Zeitung. Bd. 57. 1899. I. Abth. p. 1—13.
P. Guérin (904), Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les phanérogames. Paris 1904.
L. Guiguard (891) Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des sciences natur. 7. sér. Bd. 14. 1891 p. 163—296.
F. Hegelmaier (903), Zur Kenntnis der Polyembryonie von Euphorbia dulcis Jacq. Berichte d deutschen botan. Gesellschaft. Bd. 21. 1903. p. 6—19.
— — (906), Alchimillen des schwäbischen Jura. Jahresh. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg. Bd. 62. 1906 p. 1—12.
H. Henking (892), Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 54. 1892 p. 1.

V. Herla (895), Etude des variations de la mitose chez l'Ascaride Mégalocéphale. Arch. de Biologie. Bd. 13. 1895 p. 423—518.
O. Hertwig (906), Allgemeine Biologie. Jena 1906.
R. Hertwig (903), Eireife und Befruchtung. Handb. d. vergl. u. experim. Entwickelungslehre d. Wirbeltiere, herausgeg. v. O. Hertwig. Lief. 10 u. 11. Jena 1903.
C. Hurst (900), Notes on some experiments in hybridisation and cross-breeding. Journ. of the Roy. Horticult. Soc. Bd. 24. 1900 p. 104.
L. Jost (904), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.
— — (905), Zur Physiologie des Pollens. Berichte d. deutschen botan. Gesellsch. Bd. 23. 1905 p. 504—515.
H. O. Juel (897), Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 30. 1897 p. 205—226.
— — (900), Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kgl. svenska Vetensk.-Akad. Handl. Bd. 33. N⁰. 5. 1900 p. 1—39.
A. Kerner (876), Parthenogenesis bei einer angiospermen Pflanze. Siz.-Ber. d. math.-nat. Classe d. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Abt. I. Bd. 74. 1876 p. 469.
G. King (887), On the fertilization of Ficus hispida: a problem in vegetable physiology. Scientif. Memoirs by medic. officers of the army of India. 1887.
O. Kirchner (904), Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Berichte d. deutschen botan. Gesellsch. Bd. 22. 1904 p. (83)—(97).
— — (905), Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Jahresh. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg. Bd. 61. 1905 p. LIII—LIV.
P. Knuth (898), Handbuch der Blütenbiologie. II. Bd. 1. Teil. Leipzig 1898.
E. Korschelt und K. Heider (904), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Allgem. Teil. 2. Lieferung. Jena 1904.
K. Kostanecki (904), Cytologische Studien au künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 64 1904.
M. Krahelska (905), Sur le développement mérogonique des oeufs du Psammechinus. Bull Internat. Acad. Sciences. Cracovie 1905 p. 44—66.
R. G. Leavitt and L. J. Spalding (905), Parthenogenesis in Antennaria. Rhodora.. Bd. 7. 1905.
J. Loeb (906), Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
Lombard-Dumas (904), Variations sexuelles de l'Aucuba japonica. Bull. de la Soc. Botan. de France. Bd. 51. 1904 p. 210—213.
B. Longo (905), Acrogamia aporogama nel Fico domestico (Ficus carica L.). Nota prel. Annali di Botanica. Bd. 3. 1905 p. 14—17.
J. P. Lotsy (903), Parthenogenesis bei Gnetum Ula Brogn. Flora Bd. 92. 1903 p. 397—403.
D. M. Mottier (898), Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 31. 1898 p. 125—158.
Sv. Murbeck (901), Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskrift. Bd. 36. Afd. 2. N°. 7. 1901.
— — (904), Parthenogenese bei den Gattungen Taraxacum und Hieracium. Botan. Notiser. 1904. Heft 6.
A. Nathansohn (900), Ueber Parthenogenesis bei Marsilia und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Berichte d. deutschen botan. Gesellsch. Bd. 18. 1900 p. 99—109.
B. Němec (904), Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zelltheilung. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 38. 1904 p. 645—730.

B. Němec (905), Studien über die Regeneration. Berlin 1905.
F. Oltmanns (905), Morphologie und Biologie der Algen. 2 Bde. Jena 1905.
J. B. Overton (902), Parthenogenesis in Thalictrum purpurascens. Botan. Gazette Bd. 33. 1902 p. 363—375.
— — (904), Ueber Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. Berichte d. deutschen botan. Gesellsch. Bd. 22. 1904 p. 274—283.
A. Petrunkewitsch (901), Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Abt. für Anat. u. Ontog. Bd. 14. 1901.
W. Pfeffer (897), Pflanzenphysiologie. Bd. I. Leipzig 1897.
K. Prohaska (883), Der Embryosack und die Endospermbildung in der Gattung Daphne. Botan. Zeitung. Bd. 41. 1883 p. 865—868.
C. Raunkiaer (903), Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebotte. Botan. Tidsskrift. Bd. 25. 1903 p. 109—140.
— — og C. H. Ostenfeld (903), Kastreringsförsäg med Hieracium og andre Cichorieae. Ebda. p. 409—413.
E. Regel (859), Die Parthenogenesis im Pflanzenreiche. Mém. de l'Acad impér. des Sciences de St.-Pétersbourg. VII. Sér. Bd. 1. 1859. Heft 2, p. 1—48.
E. Sargant (896), The Formation of the Sexual Nuclei in Lilium Martagon. Ann. of Botany. Bd. 10. 1896 p. 453.
H. Schnegg (902), Beiträge zur Kenntniss der Gattung Gunnera. Flora Bd. 90. 1902 p. 161—208.
O. Schultze (904), Zur Frage der geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 63. 1904 p. 197—257.
J. Schweiger (905), Beiträge zur Kenntniss der Samenentwicklung der Euphorbiaceen. Flora. Bd. 94. 1905 p. 339—379.
W. R. Shaw (897), Parthenogenesis in Marsilia. Botan. Gazette. Bd. 24. 1897 p. 114.
N. M. Stevens (907), Experimental Studies on Eggs of Echinus microtuberculatus. Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen. Bd. 15. 1902 p. 421—428.
E. Strasburger (878), Ueber Polyembryonie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 12. 1878 p. 647—670.
— — (884), Die Endospermbildung bei Daphne. Berichte d. deutschen botan. Gesellsch. Bd. 2 1884 p. 112—114.
— — (885), Zu Santalum und Daphne Ebde. Bd. 3. 1885 p. 105—113.
— — (894), Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang des Organismen. Biolog. Centralbl., Bd. 14. 1884 p. 817.
— — (897), Ueber Befruchtung. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 30. 1897 p. 406—422.
— — (900), Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900.
— — (904), Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 41. 1905 p. 88—164.
— — (905), Typische und allotypische Kernteilung. Ebda. Bd. 42. 1906 p. 1—71.
— — (905*a*), Die Samenanlagen von Drimys Winteri und die Endospermbildung bei Angiospermen. Flora Bd. 95. 1905 p. 215—231.
O. Taschenberg (892), Historische Entwickelung der Lehre von der Parthenogenesis. Abhandl. der Naturf. Gesellsch. Halle. Bd. 17. 1892.
K. v. Tellyesnicki (905), Ruhekern und Mitose. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 66. 1905 p. 367—433.
G. Tischler (903), Ueber Embryosack-Obliterationen bei Bastardpflanzen. Beih. z. botan. Centralbl. Bd. 15. 1903. p. 408—420.
— — (906), Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 42. 1906 p. 545—578.

M. Treub (883), Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. III et IV. Ann. du jardin Botan. de Buitenzorg. Bd. 3. 1883 p. 120—128.

— — (898), L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata. Ebda. Bd. 15. 1898 p. 1—22.

— — (902), L'organe femelle et l'embryogénèse dans le Ficus hirta Vahl. Ebda. Sér. 2. Bd. 3. 1902 p. 124—157.

— — (905), L'apogamie de l'Elatostema acuminatum Brongn. Ebda. Sér. 2. Bd. 5. 1905 p. 141—152.

A. H. Trow (899), Observations on the biology and cytology of a new variety of Achlya americana. Ann. of Botany. Bd. 18. 1899 p. 131—179.

J. Vesque (879), Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes Ann. d. sciences natur. 6 sér. Botan. Bd. 8. 1879 p. 261—390.

H. de Vries (903), Mutationstheorie. Bd. 2. Leipzig 1903.

W. Waldeyer (903), Die Geschlechtszellen. Handb. d. vergleich. u. experim. Entwickelungslehre d. Wirbeltiere, herausgeg. v. O. Hertwig. 10. u. 11. Lieferung. Jena 1903.

J. H. Williams (904), Studies in the Dictyotaceae. I. The cytology of the Tetrasporangium and the germinating Tetraspore. Ann. of Botany. Bd. 18. 1904 p. 141 160.

E. B. Wilson (900), The cell in development and inheritance. New York 1900.

— — (905), The chromosomes in relation to the determination of sex in Insects. Science Bd. 22. 1905 p. 500—502.

H. Winkler (901), Ueber Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 36. 1901 p. 753—775.

— — (904), Ueber Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. Berichte d. deutschen botan. Gesellsch. Bd. 22. 1904 p. 573—580.

FIGUREN-ERKLÄRUNG.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf Wikstroemia indica. Sie wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat und Zeissschen Apochromaten und Kompensationsocularen entworfen, und zwar die Figuren 17—20 bei Obj. 16, Oc. 4; Figg. 8, 31—33 bei Obj. 4, Oc. 4; Figg. 1, 5—7, 24, 28, 29 bei Obj. 4, Oc. 12; Figg. 21—23, 27, 30 bei Imm. 1, 30, Oe. 4; die anderen bei Imm. 1, 30, Oc. 12. Fig. 25 und 28 sind nach Mikrophotographieen wiedergegeben, Fig. 1 und 20 vom Lithographen auf $^1/_2$ verkleinert.

TAFEL XX.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Mikrosporangium.

Figg. 2 und 3. Polansichten auf Aequatorialplatten von Tapetenzellkernen.

Fig. 4. Simultane Teilung der Kerne in einer zweikernigen Tapetenzelle.

Fig. 5. Pollenmutterzelle, die sich in 5 Zellen geteilt hat, von denen zwei abgestorben sind.

Fig. 6. Pollenmutterzelle, die sich nur einmal geteilt hat; die eine der beiden Tochterzellen abgestorben.

Fig. 7. Pollenmutterzelle, die nur 2 Mikrosporen liefert, da die eine Tochterzelle abgestorben ist.

Fig. 8 *a—f.* In Grösse und Form abnorme Mikrosporen, alle einem Mikrosporangium entstammend.

Figg. 9—11. Kerne aus Gonotokonten von Mikrosporen

Fig. 9 im Ruhestadium.

Fig. 10 in Synapsis.

Fig. 11. Auflösung der Synapsis.

Fig. 12. Spiremstadium.

TAFEL XXI.

Figg. 13—16. Kerne aus Gonotokonten von Mikrosporen.

Fig. 13. Frühe Diakinese.

Fig. 14. Diakinese.

Figg. 15 und 16. Aequatorialplatten in Aufsicht.

Figg. 17—19. Verschiedene Stadien in der Entwickelung der Samenknospe.

Fig. 20. Fertig ausgebildete Samenknospe.

Fig. 21. Archespor.

Fig. 22. Die Archesporzelle hat sich in die Makrosporen- und die Schichtzelle geteilt; letztere in Teilung.

Fig. 23. Die erste Teilung der Schichtzelle vollendet.

TAFEL XXII.

Fig. 24. Makrospore schon tief im Innern des Nucellus.

Fig. 25. Mikropyle durch einen Obturatorpfropf verstopft.

Fig. 26. Kern der Makrospore vor der ersten Teilung.

Fig. 27. Erste Teilung der Makrospore, Metaphase.

Fig. 28. Reife Makrospore, das Ei und eine Synergide sichtbar. Obturator in der Mikropyle.

Fig. 29. Sekundärer Embryosackkern kurz vor der Verschmelzung.

Fig. 33. Junger Embryo.

TAFEL XXIII.

Fig. 30. Embryo 2-zellig. Die eine Synergide sichtbar, die andere liegt unterhalb des Embryos; ihr Kern ist im nächstunteren Schnitt.

Fig. 31. Adventivembryo.

Fig. 32. Erklärung s. Text p. 234.

ZUR BIOLOGIE VON NEPENTHES, SPECIELL DER JAVANISCHEN N. MELAMPHORA REINW.[1])

Von

Prof. E. HEINRICHER.

(Mit Tafel XXIV—XXVI und 3 Textfiguren).

Unsere Kenntnisse über die so interessanten Kannenträger haben in den letzten Jahren, seitdem der Besuch der tropischen Forschungsstationen ein reicherer geworden ist, wesentlich an Vertiefung gewonnen; insbesondere haben dazu die Arbeiten von Göbel [2]) und Clautriau [3]) beigetragen, während man es der Monographie der Nepenthaceen, welche Wunschmann [4]) für die „Natürlichen Pflanzenfamilien" geschrieben hat, noch sehr anmerkt, dass der Bearbeiter bei seinen Studien auf Herbar- und Gewächshausmaterial beschränkt gewesen ist.

Die überwältigende Menge neuer Erscheinungen, welche der tropische Wald dem Forscher vor Augen führt, bringt es mit sich, dass besonders dann, wenn seine Beobachtungen nicht von vornherein auf ein bestimmtes Ziel gerichtet waren, ihm doch noch vieles entgeht und solche Lücken der Ergänzung durch einen späteren Beobachter harren.

---

1) Nepenthes melamphora Reinw., ex Blume = N. Phyllamphora Reinw. ex Miq. = N. gymnamphora Reinw. ex Nees.

2) Pflanzenbiologische Schilderungen, II., S. 94.

3) La digestion dans les urnes de Nepenthes (Extrait du tome LIX des mémoires couronnés et autres mémoires publiés par l'academie royale de Belgique. 1900).

4) Natürliche Pflanzenfamilien, III. T., 2. Abt., S. 253.

Vielleicht vermögen die nachfolgenden Darstellungen einen kleinen Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Nepenthes*, im besonderen zur Lebensweise der javanischen *N. melamphora*, zu liefern.

Dass die Nepenthaceen, sicher die meisten, Kletterpflanzen sind, ist allgemein bekannt. GÖBEL [1]) gibt ein Aufsteigen in beträchtliche Höhe, 10 m und darüber an und CLAUTRIAU [2]) erwähnt für *N. melamphora* sogar Sprosse von 30 und 40 m Länge. Ich selbst verfolgte bei der gleichen Art das Aufsteigen bis etwa 15 m Höhe und eine ebensoweite seitliche Entfernung der Klettersprosse, vom Standorte des Rhizoms. Die meist *vollständig entblätterten*, alten Klettersprosse, welche das Unterholz durchziehen, machen auch durchaus den Eindruck dünner Lianentaue. Besondere Stärke scheinen sie nicht zu erreichen; die dicksten, welche ich sah, hatten frisch etwa 1,2 cm Durchmesser und waren von epiphytischen Moosen sowie von den Thallomen einer vermutlich der Gattung *Sticta* angehörenden Flechte überkleidet. Nach ZACHARIAS [3]) scheint das Dickenwachstum der Sprosse kein bedeutendes zu sein; er berichtet, dass ein trockenes Stammstück einer *N. destillatoria*, welche durch 3 Jahre im botanischen Garten zu STRASSBURG kultiviert worden war, nur einen Durchmesser von 3 mm aufwies. Die stärksten von mir beobachteten Sprosse, die trocken noch 1 cm Durchmesser massen, dürften also beträchtlich älter gewesen sein, wofür vielleicht auch die grossen Flechtenlager, die auf ihnen sassen, sprechen.

ZACHARIAS hat uns in seiner Dissertation mit der Anatomie des jungen Sprosses, nach vollzogener Streckung der Internodien, eingehend bekannt gemacht und seiner Arbeit einige diesbezügliche Photogramme beigegeben. Ich kann dieselben vielleicht zweckmässig ergänzen durch Vorlage einiger Querschnitte (beziehungsweise der Photographien solcher) durch das Rhizom und ältere Klettersprosse. *Es kann nicht überraschen, dass dem schon rein äusserlich von der Pflanze gebotenen Lianen-Charakter auch die anatomische Struktur entspricht.*

1) a. a. O., S. 94. 2) a. a. O., S. 29.

3) Ueber die Anatomie des Stammes der Gattung Nepenthes. Inaugural Dissertation, STRASSBURG 1877, S. 24.

Bekannt ist es, dass die Nepenthen ein unter dem Boden oder über demselben hinkriechendes Rhizom besitzen [1]). ZACHARIAS zitiert die betreffenden Angaben von KORTHALS [2]), der schon die holzige Struktur desselben hervorgehoben hat. Ich legte im Urwalde bei TJIBODAS ein meterlanges Stück eines Rhizoms blos, das frisch über 2 cm Durchmesser hatte. Fig. I Taf. XXIV gibt das vergrösserte Bild des Querschnittes wieder. Sofort fallen die zahlreichen, grossen Gefässe im Holzkörper und die vielen breiten Markstrahlen auf, welche ihn durchsetzen. Am Umfange haben sich mächtige Streifen Periderms, 40—60 Zelllagen umfassend, beim Schneiden abgehoben; die primären, rindenständigen Gefässbündel, welche der junge Stamm besitzt, sind nach eingetretener Peridermbildung bereits als Borke abgeworfen worden [3]).

Fig. 1, Taf. XXV gibt das Bild des Querschnittes durch einen tauartigen, alten Klettersspross wieder. Auch hier, und da vielleicht noch stärker, fallen die grossen, zahlreichen Gefässe auf. Hingegen fehlen hervortretend breite Markstrahlen, welche im Rhizom wohl wesentlich Speicherzwecken dienen. Aber nicht nur in den weiten Gefässen [4]) gibt sich hier wie dort der Lianentypus kund, sondern auch in dem geschlängelten Verlauf der Grenze zwischen Rinde und Holz und der dadurch angedeuteten Zerklüftung des Holzkörpers.

Auf diesen im anatomischen Bau deutlich sich kennzeichnenden Lianen-Charakter ist meines Wissens bisher nicht hingewiesen worden. An den von ZACHARIAS gegebenen Abbildungen tritt er wegen der noch zu jugendlichen Sprosse nicht hervor; sein ebenfalls von *N. melamphora* (dort mit dem Synonym *N. Phyl-*

---

1) ZACHARIAS a. a. O., S. 4, ferner bei WUNSCHMANN a. a. O., S. 253, und bei GÖBEL a. a. O. S. 94.

2) ZACHARIAS a. a. O., S. 9.

3) Dass solches geschieht, konnte schon ZACHARIAS an den erst am Beginne des Dickenwachstums stehenden Sprossen, welche ihm zur Verfügung standen, feststellen. Vgl. a. a. O, S. 21.

4) SOLEREDER »Systematische Anatomie der Dicotyledonen" Stuttgart 1899, führt bezüglich der Gefässe der Nepenthaceen S. 766 an, dass sie einen Durchmesser von 0,07—0,09 mm. erreichen. Ich fand für die weiteren Gefässe eines Lianentaues eine Weite von 0,18 für jene des Rhizoms von 0,14 und ebenfalls 0,18 mm.; also das Doppelte der von SOLEREDER, für eine nicht näher benannte Art, angegebenen Weite.

lamphora benanntes) gegebenes Querschnittsbild, ist auch als das eines fertig gestreckten Internodiums bezeichnet [1]).

Es mögen hier noch einige ergänzende, die Anatomie der Pflanze betreffende Beobachtungen eingeschaltet werden. Während in der Ausbildung der Gefässe der Lianen-Charakter scharf hervortritt, ist dies in jener der Siebröhren nicht der Fall. Bekanntlich zeichnen sich ja auch diese bei den Lianen häufig durch ihre bedeutende Weite aus [2]). Schon ZACHARIAS hat aber bemerkt, dass sie bei *Nepenthes* sehr eng sind. Während ich in diesem Punkte mit ihm übereinstimme, kann ich aber der weiteren Angabe Z's, dass der Siebteil nur schwach entwickelt sei, wenigstens rücksichtlich des Rhizoms und der lianentauartigen Langtriebe, nicht beipflichten. Im Gegenteil scheint es mir, dass die grosse Zahl der Siebröhren einen Ersatz für ihre geringe Weite bildet. Der Holzschnitt Fig. 1 zeigt uns einen kleinen Bruchteil des Querschnittes durch die secundäre Rinde. Zwischen den Rindenstrahlen verlaufen in breiteren oder engern Bändern die Siebteile. Sie

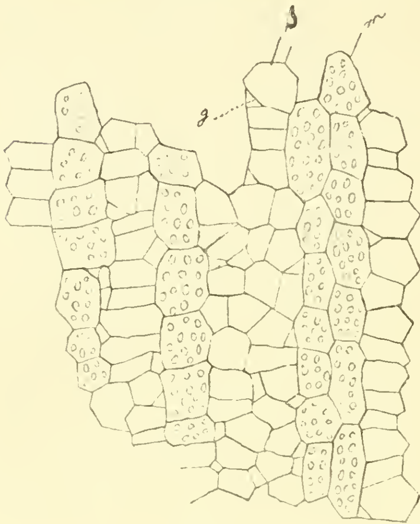


Fig. 1.

1) SCHENK (Beiträge zur Anatomie der Lianen", Botan. Mit. aus den Tropen, 5. Heft, 1893, S. 72) führt zwar unter den Lianen, deren Begriff er im weiteren Sinne nimmt, die Nepenthaceen an, doch widmet er ihnen nur 16 Zeilen. Im wesentlichen beschränkt er sich auf die Wiedergabe der wichtigsten Ergebnisse aus den Untersuchungen von ZACHARIAS. Eine Erweiterung bildet nur der Satz »Bei N. Phyllamphora fand ich weite und enge Gefässe und als Grundmasse Fasertracheiden, die auch SOLEREDER als charakteristisch für die Familie anführt". Auch scheint der einleitende Satz »Die meisten Arten von Nepenthes sind kletternde *Halbsträucher* mit kriechenden Rhizomen und aufrechten Klettersprossen" dafür zur sprechen, dass ihm kein Beispiel bekannt war, welches wie N. melamphora (N. Phyllamphora) auch der engeren Fassung des Begriffes »Liane" gerecht wird.

2) Dass weite Siebröhren aber keinen durchgreifenden Lianen-Charakter darstellen und nur auf Angehörige gewisser Familien beschränkt sind, ist schon lange bekannt. Vgl. darüber, SCHENK a. a. O., S. 12.

bestehen nur aus Siebröhren und Geleitzellen. Die Geleitzellen sind oft beträchtlich kürzer als die Siebröhren, daher an Querschnitten vielen Siebröhren scheinbar Geleitzellen fehlen. An Längsschnitten sind die Siebröhren nicht ganz leicht zu verfolgen, umsomehr als die zarten Siebplatten durchaus keine Färbung, weder mit Anilinblau noch mit Corallin-Soda annehmen wollten, so als ob sie keinen Callose-Belag besässen.

Die sehr zart punktiert erscheinenden Siebplatten sind im secundären Zuwachs wohl fast durchgehends steil gestellt und vielfach wellig verbogen (Vgl. Fig. 2, *a*; S. Pl.).

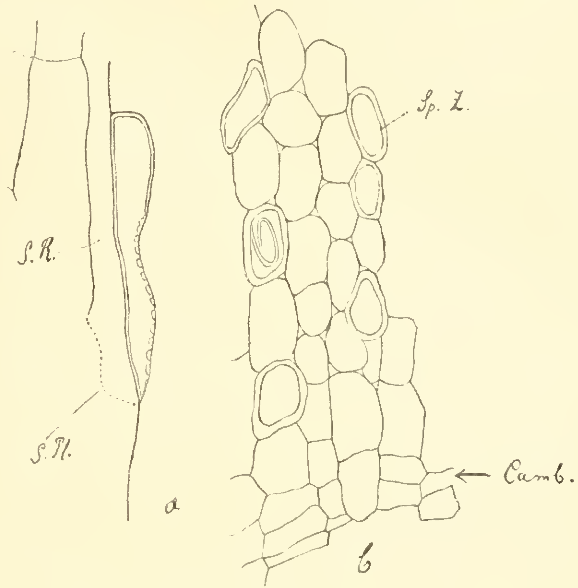


Fig. 2.

Auch im secundären Rindenteil werden die für die Nepenthen so kennzeichnenden, in Bezug auf ihre Lage und Grösse, ferner Stärke der spiraligen Verdickungsbänder [1]) so vielgestaltigen Spiraltracheiden erzeugt. Sie finden sich in den Rindenstrahlen eingesprengt, wie es Fig. 2, *b* für ein Stück eines breiteren Rindenstrahls, vom Cambium ausgehend, zeigt.

Zacharias hat ferner schon auf die Differenzierung in der Mark-Zone hingewiesen. Das grosszellige, zentrale Markgewebe wird am Umfange von einem aus dickwandigen Zellen bestehenden Gewebering, dessen Elemente die Kennzeichen mechanisch wirksamer Zellen aufweisen, umgeben. Da zur Zeit der Ent-

1) Darauf haben schon L. Kny und A. Zimmermann in ihrer Abhandlung: »Die Bedeutung der Spiralzellen von Nepenthes” (Ber. d. D. Botan. Ges., III. Bd., S. 125) aufmerksam gemacht.

stehung von ZACHARIAS Studie eine anatomisch-physiologische Betrachtung der Gewebe noch fern lag, sei darauf hingewiesen, dass dieser Gewebering, welcher in der photographischen Wiedergabe des Querschnittes durch ein Lianentau (Fig. 1, Taf. XXV) sich vom grosszelligen Gewebe gut abhebt [1]), *offenbar in vorzüglicher Weise einer zugfesten Konstruktion entspricht.*

Von einigem Interesse war mir das Auffinden spindelförmiger Eiweisskörper, welche in grossen Mengen im Rindenparenchym des Rhizoms auftreten und auch in den Holzmarkstrahlen nachzuweisen waren. Eiweiss-Spindeln, welche schon in verschiedenen Pflanzenfamilien aufgefunden wurden, sind meines Wissens für die Nepenthaceen noch nicht beobachtet [2]). Weiterhin ist dies der einzige Fall, wo das Vorkommen dieser Körper in einem unterirdischen Organ festgestellt erscheint [3]) und der Ort des Auftretens, im Reservestoffe speichernden Rhizom, ist geeignet auch auf die Bedeutung dieser Körper ein Licht zu werfen. Die Annahme aller Forscher, welche über diese Gebilde geschrieben haben, lautet dahin, dass den spindelartigen Eiweisskörpern eine grössere Bedeutung im Stoffwechsel zukomme; sie scheint durch die Art des Auftretens der Spindeln bei *Nepenthes* neuerlich einen Stützpunkt zu gewinnen. Im lianentauartigen, älteren Klettertrieb übersah ich die genannten Körper



Fig. 3.

1) Auch an dem Bilde des Querschnittes durch ein fertig gestrecktes Internodium, welches ZACHARIAS auf der ersten Tafel gibt, ist dies der Fall.

2) Man vergleiche über ihr Vorkommen die Arbeit meines Schülers G. AMADEI »Ueber spindelförmige Eiweisskörper in der Familie der Balsamineen", Botan. Centralblatt, Band LXXIII, 1898; S. 14 des S.-Abdruckes. Hier auch die Literatur im Gegenstande.

3) AMADEI hat die Wurzeln der Balsaminen vergeblich nach Eiweiss-Spindeln durchsucht; die übrigen Mitteilungen über diese Körper behandeln nur ihr Vorkommen in oberirdischen Organen.

zunächst vollkommen; ein späteres, genaueres Nachsuchen liess sie indessen auch hier auffinden, allerdings in recht unbedeutender Zahl und an Grösse weit zurückbleibend hinter jenen des Rhizoms. Für dieses gibt Fig. 3 (St = Stärke), ein Stück eines Radialschnittes durch einen Rindenstrahl darstellend, ein Bild über ihr reichliches Vorhandensein. In der Regel sind die Spindelkörper in Einzahl in den Zellen vorhanden, seltener treten sie in Zweizahl auf, mehr als drei in einer Zelle habe ich nicht beobachtet. Die Reaktionen der Spindeln sind in der Hauptsache die gleichen wie sie Amadei [1]) und die übrigen Forscher für die anderer Pflanzen angeführt haben. Speziell ist ihre rasch erfolgende Lösung in Javelle'scher Lauge hervorzuheben und die intensive Rotfärbung, welche sie bei Anwendung von Säurefuchsin (Säurefuchsin-Methode B. Zimmermann's in seiner „Botanischen Mikrotechnik") zeigen. Einige Tinktionen dieser Körper wollten mir allerdings nicht gelingen. So die ziegelrote Reaktion nach Anwendung des Millon'schen Reagenz, und die Färbung mit Eosin. Dieser Umstand scheint aber darin begründet, dass die Eiweissspindeln meines in Alkohol konservierten Untersuchungsmaterials schon durch einen, aus den eingelegten Pflanzenteilen stammenden, Extraktivstoff dunkelbraun gefärbt waren, welche Durchtränkung das Hervortreten der Millon'schen Reaktion und auch die Aufnahme (vielleicht das Hervortreten einer Färbung) des Eosins offenbar behinderte.

Von grösstem Interesse war mir, dass ich das erwähnte, freipräparierte Rhizomstück dicht besetzt fand mit Kurztrieben deren

---

1) Vgl. darüber Amadei a. a. O., S. 6 u. 7. Im ganzen erwiesen sich die Spindeln von Nepenthes resistenter gegen heisses Wasser, Kalilauge, Salzsäure und Schwefelsäure als es den Angaben Amadei's über die Spindelkörper der Balsaminen entspricht. Es beruht dies vielleicht auf dem langen Liegen meines Materials in Alkohol. Man vergleiche diesbezüglich die Angaben Schweidlers (»Die systemat. Bedeutung der Eiweiss- oder Myrosinzellen der Cruciferen nebst Beiträgen zu ihrer anatomisch-physiologischen Kenntnis". Ber. der D. Botan. Ges., Bd. XXIII, H. 7.) Schweidler wies nach, dass die durch Alkohol bewirkten Fällungen in den genannten Elementen, wenn die Objekte nicht zu lange in Alkohol gelegen waren, durch Wasser und Glycerin wieder gelöst werden, an altem Alkoholmaterial aber diese Löslichkeit verloren gegangen ist.

Blätter alle Kannen trugen. Die Kannen aber waren nahezu sämtlich durch den Humus gedeckt, nur selten lugte eine teilweise aus dem modrigen, abgefallenen Blattwerk hervor; auch waren deshalb die Kannen zumeist ganz etioliert. Hier liegt nun eine Beobachtung vor, welche mir von einiger Bedeutung zu sein scheint. Diese Hunderte von Kannen waren so zu sagen unterirdisch und funktionierten, im Moder vergraben und aufrecht gestellt, wie verdeckte Wolfsgruben; alle, welche ich untersuchte und die funktionstüchtig waren, wiesen einen reichen Fang auf. Sie enthielten grössere Larven, Asseln und mehrfach auch die Gehäuse einer Schnecke [1]*; sie enthielten also zumeist grössere Beutestücke, „fette Brocken".*

Es haben sich mehrere Forscher in dem Sinne ausgesprochen, dass der komplizierte Fangapparat der Nepenthen mehr als „Luxus-Anpassung" anzusehen sei, welche sich die, in allen Lebensbedingungen günstig gestellte, tropische Pflanze wohl zu leisten erlauben darf. Diese Auffassung wurde damit begründet, dass die in den Kannen vorgefundene Ausbeute eine geringe sei. HABERLANDT [2]) schreibt: „Schon im Dschungel auf *Singapore* [3]) fiel mir auf, dass die Zahl der kleinen Ameisen, deren Chitinskelette sich in den Kannen vorfanden, nicht ganz im Verhältnis zu dem Aufwande von Mitteln stand, durch welche dieses Ergebnis erzielt worden war. Noch mehr aber war ich überrascht, als ich in den grossen Nepenthes-Kannen im Urwalde von TJIBODAS nur ganz spärliche Insektenreste auffand [4]). Ausgewachsene und offenbar schon seit Tagen geöffnete Kannen enthielten blos 3—6 winzige Fliegen und Käferchen, und auch in den bereits verwelkenden Kannen war die Zahl der erbeuteten Thierchen nicht grösser". In ähnlichem Sinne äussert sich auch

---

1) Nach gefälliger Bestimmung durch den bekannten Conchyliologen Prof. GREDLER in Bozen, welche ich der Vermittlung des Herrn Prof. BIASOLI hier verdanke, gehören die Gehäuse der Gattung »*Nanina*" an.

2) Eine botanische Tropenreise, Leipzig 1893, S. 228.

3) Hier handelt es sich wahrscheinlich um eine andere Nepenthes-Art.

4) HABERLANDT nennt die bei TJIBODAS beobachtete Nepenthes-Art N. RAFFLESIANA, was aber irrig ist, da diese Art auf Java nicht vorkommt. Es liegt wohl eine Verwechslung mit *N. melamphora* vor, was CLAUTRIAU offenbar ohne Bemerkung annimmt (Vgl. a. a. O, S. 30).

Massart [1]), während Clautriau [2]) einschränkend sagt, dass er diese Angaben nicht durchaus bestätigen kann, da er die Kannen im allgemeinen nicht so arm an Insekten gefunden habe.

Die bodenständigen, im modernden Laubwerk versteckten Fallen erwähnt aber keiner dieser Forscher und doch sind gerade sie für den Fang ohne Zweifel besonders günstig und ergiebig [3]). Im Unterholz des schattendunkeln Urwaldes ist das Insektenleben in der Tat gering. Die in den Tropen durch ihre Farbenpracht auffälligen Lepidopteren z. B. sind hier nur durch spärliche, düster gefärbte, offenbar besonders angepasste Formen vertreten. Anders mag es in den Wipfeln der Bäume aussehen, wo die Blüten entfaltet werden, nicht nur jene der Bäume selbst, sondern auch die der zahllosen Epiphyten und Lianen. Leider sind Beobachtungen in dieser Region nicht ganz leicht auszuführen.

Andererseits ist es aber einleuchtend, dass der Moder des feuchten Urwaldes einer reichen Zahl von Lebewesen, als Insektenlarven, Asseln, Würmern und Schnecken günstige Existenzbedingungen bietet, und daher hier aufgestellte Fallen der Pflanze reichen Ertrag zu liefern vermögen. Sehr zweckmässig ist unter diesen Verhältnissen auch der Deckel der Kannen, indem selbst bei darübergefallenem Laube die Kannenmündung stets

---

1) »Un botaniste en Malaisie” (Bull. de la Soc. roy. de botanique de Belgique, t. XXXIV., S. 253). Massart betritt, meine ich, einen Irrweg, wenn er bei der Erörterung der Differenzierung in bodenständige Kurztriebe und Klettersprosse, worauf wir später eingehen, sagt: »La differenciation des rameaux n’est peut-être que la prélude de la disparition des urnes”.

2) A. a. O., S. 30.

3) Gewiss werden nicht selten die Kannen der bodenständigen Kurztriebe auch über dem Boden, dem letzteren aufliegend, ausgebildet werden. Dies ist klar ausgesprochen in der Abhandlung von Massart (a. a. O., S. 253). Auch Clautriau hat offenbar Gleiches gesehen, nur scheint er die in Rosetten stehenden Blätter und ihre Kannen als ein Iugendstadium der Pflanze zu betrachten. Er schreibt S. 29: »Dans leur végétation, les Nepenthes débutent par une rosette radicale des feuilles munies toutes d’une urne très dévelopée; et généralement, dans ces rosettes la partie assimilatrice de la feuille ou portion élargie du petiole est relativement réduit, de même que la partie intermédiaire filiforme et irritable. De cette rosette radicale s’élève ensuite une tige arrondie, verte, munie des feuilles alternes présentant l’aspect typique des feuilles de Nepenthes”. Auch hebt Clautriau (S. 30) den grösseren Reichtum der »Rosetten kannen” an gefangenen Insekten besonders hervor.

offen bleibt. Die zwischen den Lagen der abgefallenen Blätter dahinkriechenden Tiere geraten unvermutet an den Urnenrand und stürzen in die Falle. Vielfach fand ich den Urnenrand gerade im Niveau der Laubdecke, so dass der Kannendeckel sich frei über dem dunklen Loch der vergrabenen Urne erhob. Auch ermangeln diese Kannen keineswegs der Honigdrüsen. Vielmehr besitzen sie solche sowohl am Kragen der Kanne als auch an der Unterseite des Deckels. Letzteres betone ich besonders, weil Göbel erwähnt, dass die Keimpflanzen von *N. melamphora* der Honigdrüsen am Deckel entbehren (Am a. O., S. 108). Es zeigt dies, dass die bodenständigen Kannen der Kurztriebe keine den primären Kannen entsprechenden Iugendbildungen sind.

Gleich hier soll bemerkt sein, dass die Nepenthes Kannen, welche ich oberirdisch, in erreichbarer Höhe im Unterholz auffand, fast keine Reste gefangener Tiere enthielten, will aber auch noch hinzufügen, dass ich an jenem Standorte u. in der benannten Region, überhaupt nur einiger weniger Kannen habhaft werden konnte [1]).

Eine dritte Kategorie von Kannen soll später besprochen werden.

Das Auftreten bodenständiger Kannen, abgesehen von den Keimpflanzen, ist schon mehrfach erwähnt. Göbel hat bekanntlich gezeigt, dass die Anlage der Kannen bei allen Blättern der Nepenthen stattfindet, dass sie aber an vielen frühzeitig verkümmert. Bei Gewächshauspflanzen ist dies ja besonders häufig der Fall. Sachs [2]) hat darauf hingewiesen, dass es für die Kannenentwickelung besonders förderlich sei, wenn dem stielartigen Teile des Blattes, welcher dem spreitenähnlichen folgt, Gelegenheit geboten wird, als Ranke zu funktionieren. Ich habe die unter solchen Bedingungen kultivierten Nepenthen im Würzburger Garten, im Sommer 1883, selbst gesehen und dann in Innsbruck wiederholt von dieser Erfahrung Gebrauch gemacht, um schöne Kannen zu erzielen. Ganz richtig bemerkt aber

---

1) Die gleiche Beobachtung teilt Massart mit. Er sagt von den Klettersprossen »elles (tiges) ne portent que des urnes atrophiées et peu *nombreuses*".

2) Göbel a. a. O., S. 97.

Göbel [1]), dass die einzelnen Arten von Nepenthes sich verschieden verhalten; er verweist auf die gleich folgend zu besprechende *N. ampullaria* und hebt hervor, dass Keimlinge und Stecklingspflanzen zunächst auch ohne zu klettern Kannen bilden können und dass die von Sachs beobachtete, merkwürdige Reizwirkung erst bei älteren Pflanzen gewisser, aber nicht aller Arten auftritt.

Um zunächst auf die bodenständigen Kannen zurückzukommen, so hat uns Göbel die Verhältnisse, welche bei *N. ampullaria* herrschen, geschildert. Sie führen uns im Wesen den einer Arbeitsteilung entsprechenden Blattdimorphismus vor. Göbel [2]) schreibt: „Die einen (Blätter) bestehen aus einer gestielten Kanne und diese stehen auf kurzen Zweigen auf dem Boden, bei den anderen ist die Kannenanlage frühzeitig verkümmert und erscheint nur noch als bräunliches Ende eines als Ranke dienenden, blattstielähnlichen Fortsatzes an der Spitze einer grossen Blattspreite". Hier haben wir einen Fall, wo die zweite Blattform, deren Aufgabe es ist erstens als Assimilationsorgan, zweitens als Kletterorgan zu dienen, trotz des Funktionierens der Ranke keine Kannen entwickelt [3]), während die erste Blatt-

1) Ebendort. 2) Ebendort S. 93.

3) Ausnahmslos scheint dies aber auch bei *N. ampullaria* nicht der Fall zu sein. Auf Taf. 13 gibt Korthals Abbildungen der Pflanze. Zunächst anscheinend ein Stück Rhizom mit einem Kurztrieb, der eine Rosette von Kannen trägt, ganz entsprechend der Darstellung Göbels. Ferner ist auch ein Langtrieb mit Assimilationsblättern abgebildet, welche zwar zumeist keine Kannen tragen, *deren eines aber eine entwickelte besitzt.* Diese erinnert in ihrer Gestalt sehr an die Kannen der *N. Rafflesiana*, nur zeigt der Deckel die für *N. ampullaria* kennzeichnende Ausbildung. An einem zweiten Langtrieb sind Rosetten bildende Kurztriebe gezeichnet mit vielen Kannen der beiden Formen. Auch ich beobachtete an den blattlosen, lianentauartigen, alten Langtrieben der *N. melamphora* ausnahmsweise einen rosettenartigen, gestauchten Seitentrieb, dessen Blätter grössere Kannenanlagen trugen. Die Ausgestaltung dieser Blätter versprach zu einer mittleren Bildung zwischen den Blättern der bodenständigen Rosetten und jener der kletternden Langtriebe führen zu wollen.

Bezüglich eines richtigen Funktionierens der Ranken an den kannenlosen Blättern der Langtriebe von *N. ampullaria* könnte man im Zweifel sein. Bei Göbel ist keine Abbildung gegeben, welche die Befestigung des rankenartigen Teiles an den Blättern der *N. ampullaria* zur Anschauung brächte. Die auf Taf. XXVII dieser Abhandlung dargestellten Teile eines Langtriebes von *N. melamphora* zeigen an einem Blatte mit Kanne die Ranke funktionierend, an anderen Blättern aber keine Kanne jedoch die rankenartige Endigung, in die sich der spreitenähnliche Teil fortsetzt. Ob dieser Teil aber ein rankenartiges Erfassen einer Stütze, mit nachträglicher infolge Reizwirkung eintretender Verstärkung des betreffenden Rankenabschnittes, auch zu voll-

form wesentlich Fangapparat ist und bei ihr die Kannen, ohne dass das Blatt Rankenfunktionen ausführt, regelmässig zur Ausbildung gelangen.

Ganz das Gleiche ist bei den bodenständigen Kannen der Kurztriebe von *N. melamphora* der Fall. Die Verhältnisse ähneln sich bei *N. ampullaria* und *N. melamphora* sehr; in beiden Fällen werden die bodenständigen Kannen in grosser Zahl an Kurztrieben entwickelt. Nur darin wird ein Unterschied vorhanden sein, dass die Kurztriebe von *N. ampullaria* herrschend über dem Boden ihre Kannen ausbreiten dürften, während jene von *N. melamphora* sie wenigstens häufig (an dem von mir beobachteten Standorte war es die Regel) vergraben im Moder des Humus aufstellen. Für *N. ampullaria* wäre letzteres Verhalten unzweckmässig, denn bei dieser Art ist, im Gegensatz zu den andern, ausnahmsweise der Deckel viel kleiner als die Urnenmündung und ist überdies nach auswärts, annähernd horizontal, zurückgeschlagen. Ich verweise auf die von Göbel gegebene Abbildung, Tafel XVIII, a. a. O.

Ein Blattdimorphismus ist auch bei *N. melamphora* vorhanden und dieser kann gleichzeitig mit einem Kannendimorphismus verknüpft sein. Diesen Dimorphismus mögen folgende Abbildungen erläutern, welche nach photographischen Aufnahmen in Alkohol konservierter Objekte gemacht wurden.

Das erste Bild Taf. XXVI Fig. 2 zeigt ein Stück des erwähnten, unterirdischen Rhizoms von *N. melamphora* mit einem Kurztriebe. Die übrigen wurden wegen der Raumökonomie, welche bei der Konservierung nötig war, entfernt. Es sei nun erwähnt, dass die Kurztriebe sich häufig verzweigen und so dichtgedrängte Rosetten von kannentragenden Blättern nebeneinanderstehen. Die Internodien dieser Kurztriebe sind gestaucht. Wir finden in der vorliegenden Rosette entwickelte Kannen

führen vermag, ist mir einigermassen zweifelhaft. Ich denke, dass durch den rankenartigen, eingerollten Endabschnitt (vgl. Taf. XXVII) wohl noch ein Einfangen einer Stütze, wie es im Anfangs-Stadium bei den Uhrfederrankern geschieht, erfolgt, dass diese Befestigung aber nur eine lose bleibt, und ein festes Ergreifen der Stützen, wie es die Uhrfederranken späterhin vollziehen, von derartigen Nepenthes-Ranken nicht mehr vorgenommen werden kann.

neben in Entwickelung begriffenen. Links haben wir ein vollentwickeltes, funktionstüchtiges Blatt. Der spreitenartige Teil ist sehr wenig ausgebildet und zeigt ein scheidenartiges Aussehen; bei seiner im Moder verborgenen Lage kommt er ja für die Assimilation nicht in Betracht. An ihn schliesst der stielartige Teil, der sich hier nicht als Ranke betätigt, aber offenbar die richtige Aufstellung der Kanne, welche er trägt, reguliert. Die Kanne ist wohl entwickelt, zeichnet sich durch relative Kürze bei bedeutender Breite aus; auch die kammartig bewimperten Flügel an der Vorderseite, deren einer im Bilde gut sichtbar ist, zeigen eine relativ starke Entwickelung.

Die Tafel XXVI zeigt uns Teile eines dem Rhizom entsprossenen, durch das Unterholz emporgeklommenen Langtriebes und seine Blätter. An diesen ist die starke Entwickelung des der Assimilation dienenden Teiles hervortretend, dem sich der stielartige, eventuell rankende anschliesst. Wie erwähnt, fand ich an den im Unterholz aufsteigenden, jüngeren und noch beblätterten Klettersprossen die Kannen meist verkümmert; eines der abgebildeten Blätter trägt aber eine Kanne deren Stiel eine Stütze umwunden hat, was wohl darauf hinweist, dass bei den Blättern der Langtriebe die Ausbildung der Kanne in Abhängigkeit von dem Reize, den der Kontakt auf den Stiel ausübt und der ihm ermöglicht als Ranke zu funktionieren, stehen wird. Wie man sieht, ist das Aussehen der Kanne dieses Langtriebes von jenem der Kannen an Kurztrieben erheblich abweichend. Die Kanne ist beträchtlich in die Länge gestreckt, besitzt eine geringere Breite und auch die Flügel an der Vorderseite sind schmal. Ein solcher Dimorphismus in der Gestalt der Kannen bei Nepenthes-Arten ist eine bekannte Erscheinung. Korthals [1]) macht schon bei den meisten, in dem untengenannten Werke in kolorierten Abbildungen vorgeführten Nepenthes-Arten auf Unterschiede zwischen den „ascidiis radicalibus" und „ascidiis caulinis" aufmerksam. Von *N. gymnamphora* (= *melam-*

---

1) »Verhandelingen over de Naturlijke Geschiedenis der nederlandschen overzeessche bezittingen etc. Leiden 1839—1842".

phora) sagt er S. 35: „De, in gunstige strecken waargenomene gewassen, hadden aan den voet der steng, op dem boden, talrijke donker purpurkleurige bekervereenigingen, en langs dezelve hingen lichter gekleurde, trechtervormige bekers". Er hat also bodenständige, aber oberirdische Kannen gesehen. Von einer Unterscheidung von Kurz- und Langtrieben ist bei ihm, für diese Nepenthes-Art, nichts zu finden. Hingegen ist davon andeutungsweise die Rede auf S. 4. (Vgl. dazu die nächstfolgende Fussnote).

Clautriau bespricht den Kannendimorphismus ebenfalls, speciell für *N. melamphora*; indessen meine ich, dass es nicht unzweckmässig ist, ihn, zumal in der zuverlässigen Reproduktion photographischer Aufnahmen, bildlich vorzuführen, umsomehr als die reich illustrierte Arbeit von Korthals wenig zugänglich ist.

Göbel schreibt zum Gegenstande: „Bei vielen Nepenthes-Arten besteht eine Verschiedenheit in der Gestalt und Grösse der Schläuche im unteren und im oberen Teile der Pflanze, eine Verschiedenheit, die so gross sein kann, dass auf die Schläuche einer und derselben Art, sogar die Aufstellung zweier verschiedener Arten begründet wurde. Die ersteren pflegen kürzer und breiter zu sein als die *später auftretenden* und vor allem haben sie gewöhnlich viel breitere seitliche Flügel als die letzteren, bei denen diese Organe oft bis zum Verschwinden reduziert sind". Wie man sieht, stimmen diese Angaben völlig mit dem früher für *N. melamphora* Gesagten überein, nur darauf wäre aufmerksam zu machen, *dass bei dieser die zweierlei Kannenformen nicht etwa so zeitlich aufeinanderfolgen, dass die junge Pflanze nur die erste Kannenform entwickelte, die alte nur mehr die zweite.* Die junge Pflanze wird allerdings zunächst, nach den primitiveren Erstlingskannen nur jene Kannenart entwickeln, die den Blättern, welche keine Rankenfunktion ausüben, eigen ist; *aber dieselbe Kannen- und Blattart erzeugt an den Kurztrieben auch die sehr alte Pflanze immer wieder, während die zweite Blätter- und Kannenform gleichzeitig an den Langtrieben, und zwar besonders dann, wenn sie, wie wir hören werden, die Kronen der Stützbäume erreicht haben, gebildet wird. An dem einzelnen Spross folgen sich*

die beiden Kannenformen zeitlich, an der über das Jugendstadium herausgewachsenen Pflanze werden beide gleichzeitig aber an verschiedenen Orten immer wieder gebildet.

Fig. 3, Taf. XXV zeigt ein kleines Stück des von mir präparierten Rhizoms, das ich nach der notwendigen Reinigung, frisch in *Tjibodas* aufgenommen habe. Fig. 2, Taf. XXIV gibt den unteren Teil dieses Bildes stärker vergrössert. Wir sehen, dass aus dem Rhizome neben einer Reihe von Kurzsprossen, welche Rosetten kannentragender Blätter besitzen, auch ein Langspross, hervorgewachsen ist. Ich vermute, dass einzelne der Kurztriebe zu Lang- und beziehungsweise Klettersprossen werden und dass *dieser Wechsel in der Sprossnatur von äusseren Bedingungen, die als Reize wirken, abhängig ist. Wahrscheinlich ist die den Blättern sich darbietende Gelegenheit zu ranken, Stützen zu ergreifen, das veranlassende Moment, dass ein Kurzspross zum Lang- und Kletterspross wird.* An der Lokalität, an der ich Nepenthes beobachtete, war, offenbar wegen des dichtschattenden Waldes, sehr wenig Unterholz vorhanden, und Klettersprosse, insbesondere jüngere, noch beblätterte, waren sehr spärlich vertreten [1]). Auch dürfte dem gleichen Umstande die geringe Zahl von Blättern mit Kannen, an den Klettersprossen im Bereiche des Unterholzes, zuzuschreiben sein, da nur sehr vereinzelte Blätter ihre Rankenfunktion auszuüben vermocht hatten. An andern Orten wird sich die Pflanze wesentlich anders verhalten; die Klettersprosse dürften bei reichem Unterholz viel zahlreicher, die Zahl der Kurztriebe vermutlich geringer sein. Die noch später zu erwähnenden Mitteilungen CLAUTRIAU's haben uns gezeigt, wie anpassungsfähig und offenbar vielgestaltig *Nepenthes melamphora* ist.

---

1) KORTHALS erwähnt am a. O, S. 4 wohl, dass sich aus dem Wurzelstock der Nepenthen in unbestimmten Abständen neue Sprosse entwickeln, lässt diese jedoch grösstenteils nur ein geringes Wachstum erreichen, *damit einer derselben sich auf Kosten der anderen vergrössere und zum Hauptstengel werde.* Letztere Ansicht, *Prävalenz eines einzelnen Hauptstengels*, ist in dieser Fassung offenbar nicht richtig. Dies kann an einer noch jungen Pflanze zutreffen, an der älteren Pflanze werden wohl meist *mehrere* Langtriebe ausgebildet sein, ohne dass einer als »Hauptstengel" scharf hervorzutreten braucht.

Es wurde schon erwähnt, dass auch CLAUTRIAU den Dimorphismus der Kannen bei *N. melamphora* beschrieb. Er gibt die zwischen beiden Kannenformen bestehenden Unterschiede in ungefähr gleicher Weise an, wie es vorausgehend von mir geschehen ist, hebt aber auch solche in der Färbung hervor. Die Kannen der Rosetten, sagt er, sind viel intensiver gefärbt, manchmal beinahe vollständig rot, während die Kannen der Klettersprosse ganz grün sind [1]). Diese Angaben sind ohne Zweifel richtig für den Fall, dass die Kannen an den Kurztrieben über dem Boden liegen und dem Lichte ausgesetzt sind. CLAUTRIAU scheint nur solche „Rosettenkannen" beobachtet zu haben. Ich fand, wie erwähnt, diese Kannen verdeckt im Moder und daher nahezu ganz bleich, weiss; allein wo eine der Kannen mehr oder minder freilag, da trat auch die intensive Rotfärbung auf, die CLAUTRIAU erwähnt, während die Kannen der Klettertriebe rein grün waren. Aus den Angaben CLAUTRIAU's ist zu entnehmen, dass er die Rosettenkannen als ein Bildungsprodukt der jungen Pflanze ansieht; die sich stets erneuernde Bildung solcher durch die Kurztriebe der Rhizome, sowie ihre häufig verborgene Lage im Moder des Bodens scheint ihm entgangen zu sein (Vgl. das Citat S. 285).

Hervorheben möchte ich noch die besondere Grösse der „Verdauungsdrüsen", welche die betreffende Zone der Kannenwandung bei *Nepenthes melamphora* aufweist. Sowohl bei den „Bodenkannen" als auch bei jenen der Klettersprosse erkennt man sie leicht mit freiem Auge [2]). Bei den Bodenkannen sind sie quer zur Längsachse der Kanne verbreitert und erscheinen an Alkoholmaterial als querliegende, dunkle Streifen, von denen einzelne *1 mm* Länge überschreiten. Vgl. Taf. XXVI, Fig. 4, *a*, welche eine Aufnahme der Kannen-Innen Seite in $^6/_7$ nat. Grösse gibt. An den Kannen der Klettersprosse hingegen sind die Drüsen

---

1) Wie das S. 290 aus KORTHALS Zitierte zeigt, hat auch dieser schon auf die Färbungsunterschiede hingewiesen

2) Für diese Art gilt die Angabe, welche WUNSCHMANN a. a. O., S. 256 macht, nicht. Er schreibt: »Die Grösse der Drüsen ist gering. Unter der Lupe erscheinen sie eben noch als warzige Unebenheiten der Oberhaut".

überwiegend isodiametrisch, rundlich (Taf. XXV, Fig. 4, *b*). Aus beiden Bildern (Fig. 4, *a*, *b*) geht ferner hervor, dass die mit Verdauungsdrüsen bekleidete Zone der Kannenwandung im oberen Teil viel kleinere Drüsen trägt als im unteren und dass der Übergang von den kleinen Drüsen zu den grossen sich allmählig vollzieht. Vergleicht man mit diesen Präparaten von *N. melamphora* (Fig. 4, *a*, *b*) die drüsentragende Zone bei *N. Rafflesiana*, so wird höchstens ein sehr kurzsichtiges Auge, unbewaffnet, die Verdauungsdrüsen noch zu erkennen vermögen. Die um vieles kleineren Drüsen sind bei letzterer dafür viel zahlreicher, so dass die Leistung der Drüsen vielleicht in beiden Fällen die gleiche zu sein vermag.

Ich erwähnte früher, dass die älteren Klettersprosse ihre Blätter im allgemeinen alle abgeworfen haben und als lianenartige Taue erscheinen. Man muss die Sache genau verfolgen, um zu erkennen, dass diese Sprosse zu *Nepenthes* gehören. Ausnahmsweise sitzt seitlich eine Rosette von Blättern einem solchen Taue an (vgl. S. 287, unten) und erleichtert uns die Feststellung seiner Zugehörigkeit. *Indem ich nun diese aufstrebenden Taue mit dem Fernglase bis in die Kronen der Bäume verfolgte, sah ich an der Peripherie der Kronen jener Kannen in grosser Zahl und üppigster Entwicklung, gleich grossen Blüten, hängen.* Nebenbei bemerkt, halten nicht nur die Javanen, wie Göbel mitteilt, die Schläuche für Blüten [1]), sondern sehr häufig begegnete mir die gleiche Auffassung auch bei gebildeten, wenn allerdings auch naturgeschichtlich nicht geschulten Europäern.

Die erwähnte Beobachtung der Nepenthes-Kannen am Umfang der Baumkronen ermöglichte mir der Umstand, dass an dem Beobachtungspunkte ein gegen eine Schlucht abfallendes Gehänge war, wodurch ich die Baumkronen in teilweiser Profilansicht sowie in Aufsicht überblicken konnte. *Die massenhafte Entwickelung der Kannen in den Baumkronen erscheint mir nun*

---

1) Schon Korthals bemerkt, dass »boenja, hetwelk bloem beteekent", die häufigste malayische Bezeichnung für Nepenthes ist. Für *N. melamphora* sagt er »Bij de Malaijers wordt deze Plant Daoen-gindi, blad-kannetje genaamd".

wieder als besonders bemerkenswertes Moment, denn ich fand nirgends in der Literatur eine ähnliche Angabe [1]). Wie bei allen typischen Lianen verzweigen sich die tauartigen Sprosse offenbar erst in den Kronen der Stützbäume reichlich. Hier, im Genusse vollen Lichtes, wo eine tausendfältige Blütenpracht, wenigstens zeitweilig, ersteht und wo die blütenähnlichen Kannen mit ihren Lockmitteln auch an sich anziehend zu wirken vermögen, wird gewiss das Insektenleben ein viel reicheres sein, als im düsteren Grunde des Unterholzes. Es ist kaum zu zweifeln, dass hier auch der Fang in den Kannen ein ergiebigerer wird. Leider konnte ich nicht in den Besitz von Kannen aus jener Höhe gelangen, umsoweniger, als die ausladenden Aeste der Stützbäume, welche mit Kannen behangen waren, über den Abgrund einer Schlucht hinausragten und der mich begleitende Javane Sapin, ein vortrefflicher, standortskundiger Begleiter, den man im Berggarten zu *Tjibodas* erhält, bei dieser gefährlichen Lage keine Lust hatte, eine Klettertour zu unternehmen [2]).

Jedenfalls scheinen die gemachten Beobachtungen Folgendes zu lehren. *Nepenthes melamphora ist offenbar in erster Linie*

---

1) Massart (a. a. O., S. 253) stellt fest, dass die Kannen wesentlich an Kurztrieben zu suchen sind, während die Klettertriebe meist nur rudimentäre und abortierte Kannen tragen. Die Kannen in den Baumkronen hat er nicht beobachtet und infolge dessen ist auch sein Ausspruch »Ce n'est pas en l'air qu'il les (Kannen) faut chercher, mais parterre, dans l'herbe" nicht zutreffend. Er fährt fort: »La plante donne deux sortes de rameaux; les uns portent des feuilles assimilatrices terminées par une vrille, et grimpant dans les arbres; les vrilles ont un rudiment d'urne qui avorte les plus souvent; les autres rameaux sont couchés par terre; ils n'ont que *des écailles*, à l'aisselle desquelles sont des touffes de feuilles qui consistent presque uniquement en une grande urne rouge, posée sur le sol". Er will also die Kurztriebe aus den Achseln schuppenartiger Blätter entspringen gesehen haben. Man könnte meinen, er habe junge Rhizome vor sich gehabt. Es stimmt dies aber wenig mit der Darstellung, welche uns Göbel in den Figuren 23 u. 25 von Keimpflanzen gibt, die alsbald nach den Kotyledonen Blätter mit primitiveren Kannen zeigen. An den alten Rhizomen, an denen ich die Kurztriebe beobachtete, war von den Tragblättern dieser keine Spur mehr vorhanden.

2) Auch wäre noch hervorzuheben, dass eine einmalige Untersuchung dieser Kannen und Konstatierung eines etwa geringen Fangergebnisses nicht absolut entscheidend sein könnte für die Bedeutung derselben im Haushalte der Pflanze. Es könnten ja zeitliche Fangperioden vorkommen, etwa abhängig von der Blütezeit des Stützbaumes oder gewisser Epiphyten. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, eine solche Prüfung womöglich wiederholt durchzuführen.

ein Bewohner des feuchten, schattigen Urwaldes [1]). *Ihre Fallen stellt die Pflanze hier hauptsächlich an zwei verschiedenen Orten auf: einerseits an den Kurztrieben, welche entweder im Moder des Waldbodens verborgen sind, oder in anderen Fällen auch dem Boden nur aufliegen und hier reiche Gelegenheit haben Beute zu sammeln; andererseits in den Kronen der erkletterten Waldbäume, wo sehr wahrscheinlicher und einleuchtender Weise ein viel regeres Insektenleben herrscht als im licht- und blütenarmen Unterholz und wo ebenfalls reicherer Fang gesichert sein dürfte.*

Die massenhaft an Kurztrieben des Rhizoms, verborgen im Moder des Waldes stehenden und nach dem Prinzip von Wolfsgruben funktionierenden Kannen sind hier das erstemal beschrieben und ist ihr aus grösseren Beutestücken (Larven, Asseln, Würmern, Schnecken) bestehender Fang auch tatsächlich nachgewiesen worden. Auch die in den Kronen der Stützbäume in reicher Zahl gebildeten Kannen sind in dieser Arbeit das erstemal erwähnt, doch sind diese auf Quantität und Qualität des Fanges noch nicht geprüft. Das früher Gesagte wird ein günstiges Fangergebniss aber wohl sehr wahrscheinlich erscheinen lassen. Daraus dürfte hervorgehen, dass die wenigen Kannen, welche im Unterholze auftreten und geringen Fang aufweisen, für sich allein betrachtet, zu einer ganz falschen Abschätzung des Wertes der Insektivorie für den Haushalt der Pflanze führen. Vermutlich dürfte eine eingehende Prüfung auch bei andern Nepenthes-Arten ähnliche Verhältnisse nachweisen.

Anschliesend an diese ein Hauptergebnis der Studie zusammenfassenden Sätze sollen noch die in derselben enthaltenen Erweiterungen unserer Kenntnisse über die anatomischen Verhältnisse von *Nepenthes* kurz hervorgehoben werden.

Trotz grosser Anpassungsfähigkeit der Nepenthes melamphora, ist als die eigentliche Heimat derselben der tropischen Regenwald erkennbar. *Hier entpuppt sie sich als ein Strauch mit*

1) Auch GÖBEL hat rücksichtlich der meisten Nepenthes-Arten die gleiche Auffassung geäussert (a. a. O., S. 94). Allerdings verdanken wir CLAUTRIAU die interessante Mitteilung, dass *N. melamphora* auch auf trockenem Boden, umgeben von baumloser, ja selbst fast strauchloser, xerophytischer Vegetation, wie sie der Vulkan Gountour nächst der Stadt Garout auf Java trägt, zahlreich vorkommt. Unsere Pflanze verrät damit einen hohen Grad von Anpassungsfähigkeit und damit verbundener Vielgestaltigkeit.

ausgeprägtem Lianen-Charakter. Von dem Rhizom entspringen neben zahlreichen Kurztrieben auch Langtriebe, die im Alter blattlos und tauartig die untere Region des Waldes durchziehen und sich in den Baumkronen erst reicher verzweigen. Der anatomische Bau sowohl des Rhizoms als der tauartigen Klettertriebe weist ausgesprochen die für Lianen kennzeichnenden Merkmale auf.

Das Rhizom (mit einem Durchmesser von über 2 cm beobachtet), wie die tauartigen Klettersprosse, (Dm. 1,2 cm) zeichnen sich durch grossen Reichtum an weiten Gefässen (Durchmesser bis 0,18 mm) aus.

Durch den welligen Verlauf des Cambiums ist eine Zerklüftung des Holzkörpers angedeutet.

Die Siebröhren sind zwar englumig, werden aber in der secundären Rinde in grosser Zahl gebildet; ihre Siebplatten sind zehr zart, steil gestellt und wellig verbogen.

Der aus mechanischen Zellen bestehende, periphere Teil des Markes entspricht in vorzüglicher Weise einer zugfesten Konstruktion.

Die für die Gattung so charakteristischen Spiralfaser-Tracheiden werden auch in der secundären Rinde, den Rindenmarkstrahlen eingestreut, erzeugt.

In dem Rindenparenchym des Rhizoms treten in grosser Zahl spindelförmige Eiweisskörper auf; auch in den Holzmarkstrahlen desselben finden sich solche und spärlich waren sie auch in den Rindenstrahlen der lianentauartigen Ktettersprosse nachzuweisen.

Das Vorkommen solcher Eiweissspindeln in einem unterirdischen Organ ist bei den Pflanzen anderer Familien, welche Eiweiss-Spindelkörper führen, noch nicht nachgewiesen.

Das massenhafte Auftreten dieser Körper bei N e p e n t h e s *im Rhizom, einem der Speicherung von Reservestoffen dienenden Organ, unterstützt die von anderen Forschern geäusserte Ansicht, dass den Eiweissspindeln eine wichtigere Rolle im Stoffwechsel zugeteilt sei.*

Herrn Privatdocenten Dr. Ad. Wagner habe ich für die Besorgung der photographischen Aufnahmen bestens zu danken.

I n n s b r u c k, Botanisches Institut der Universität, im Mai 1906.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

TAFEL XXIV.

Fig. 1. Querschnitt durch das Rhizom von Nepenthes melamphora[1]), 5 fach vergrössert, $p =$ abgehobene Periderm-Streifen.

Fig. 2. Der untere Teil der Fig. 3 Taf. XXV stärker vergrössert[2]). Ein Stück des Rhizoms (Rh) mit mehreren Kurztrieben, die kannentragende Blätter bilden und dem basalen Teil eines Langtriebes (l.)

TAFEL XXV.

Fig. 1. Querschnitt durch einen lianentauartigen, entblätterten Langtrieb. $p =$ Periderm. Vergrösserung etwas über 5 fach.

Fig. 2. Ein Stück des Rhizoms mit einem Kurztrieb, links ein Blatt mit voll entwickelter Kanne. $^1/_2$ natürl. Grösse.

Fig. 3. Ein anderes Stück des Rhizoms das neben mehreren kannentragenden Kurztrieben auch einen Lang- (Kletter-)Trieb entwickelt hat.

Fig. 4, *a*. Die Kanne eines Blattes von einem Kurztrieb im Längsdurchschnitt; die Grösse der Verdauungsdrüsen, besonders im unteren Teil, sowie ihre Streckung in der Quere tritt hier hervor. Man beachte auch den breiten Flügel an dieser »Bodenkanne". 4, *b* ein Stück aus der Verdauungsdrüsen tragenden Zone der Kannenwandung, aber der Kanne eines Klettertriebes entnommen. In *a* u. *b* ist von oben nach unten eine allmählige Grössenzunahme der Drüsen zu beobachten. In *b* bleiben die Drüsen ferner mehr oder minder isodiametrisch. *a* u. *b* in $^6/_7$ natürl. Grösse.

TAFEL XXVI.

Teile eines Langtriebes aus dem Unterholze. Links Assimilationsblätter ohne entwickelte Kannen und mit nicht in Funktion getretener, rankenartiger Endigung. Rechts ein Blatt mit Kanne; die gestaltliche Verschiedenheit dieser Kanne des Klettersprosses gegenüber einer Kanne der Kurztriebe zeigt ein Vergleich mit Fig. 2, Taf. XXV. ca. $^1/_2$ natürl. Grösse.

---

1) Alle Bilder sind dieser Nepenthes-Art entnommen.

2) Nach der Photographie gezeichnet, mit Weglassung einiger Kurztriebe.

BUCHSTABEN-ERKLÄRUNG ZU DEN HOLZSCHNITTEN IM TEXTE.

Fig. 1. *m* = Rindenmarkstrahl, die Zellen reich an Stärke. *s* = Siebröhren, *g* = Geleitzellen.

Fig. 2. *S. R.* = Siebröhre, *S. Pl.* = Siebplatte. *Sp. Z.* = Spiralfaserzellen.

Fig. 3. *St.* = Stärke.

UNE INTÉRESSANTE PHALLOÏDÉE DE JAVA.

CLATHRELLA TREUBII n. sp.

PAR

CH. BERNARD
Docteur en Sciences.

(Avec planche XXVII—XXIX).

Parmi les nombreuses Phalloïdées que j'ai récoltées dans le courant de cette année à Buitenzorg, il s'est rencontré un type dont je n'ai pas pu trouver la description dans la littérature concernant la mycologie des Indes Néerlandaises, et je pense qu'il ne sera pas inutile d'en donner ici une diagnose un peu détaillée. Je me suis permis de dédier cette espèce à Monsieur le Professeur Treub, sous le nom de *Clathrella Treubii.*

Jetons tout d'abord un coup d'oeil sur la bibliographie qui n'est, en somme, pas très considérable.

En 1887, M. Fischer [1]) étudie trois Phalloïdées récoltées à Java par M. Solms-Laubach: *Dictyophora campanulata* Nees., *Mutinus bambusinus* Zoll., *Ithyphallus tenuis,* Ed. Fischer, et *I. rugulosus* Ed. Fischer. C'est ce que je trouve de plus ancien concernant spécialement les Phalloïdées de Java.

N. Patouillard [2]), en 1899 décrit les champignons récoltés

---

1) Ed. Fischer. *Zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Phalloideen.* — Ann. Jard. bot. de Buitenzorg. VI. 1887. Pl. 1—51.

2) N. Patouillard. *Enumération des champignons récoltés à Java par M. Massart.* — Ann. Jard. bot. de Buitenzorg. Suppl. I. 1897. P. 107—127.

par MASSART à Java, et ne cite, dans le groupe qui nous intéresse, que *Dictyophora phalloidea* Lév. et *Simblum periphragmoides* Klotzsch.

Enfin M. PENZIG (1899) fait une étude plus complète des répresentants javanais de cette intéressante famille de champignons [1]). Il en décrit 16 espèces, dont 11 parmi les Phallacées et 5 parmi les Clathracées, mais aucune dont la description corresponde avec le type qui nous occupe: ce sont 3 *Mutinus*, 2 *Jansia*, 3 *Ithyphallus*, 3 *Dictyophora*, 2 *Simblum*, 1 *Colus*, 2 *Aseroe*. Le *Colus javanicus* Penz. est bien typique et ne saurait être confondu avec un *Clathrella*. Si je ne me trompe, ce dernier genre n'a pas encore été décrit pour Java, ni même pour le reste des Indes Néerlandaises.

HENNINGS [2]), a décrit (in WARBURG, *Monsunia*) quelques Phalloïdées du domaine malais; nous discuterons plus loin certains points de cette publication.

Si je cherche maintenant en dehors de la littérature spéciale à Java, je trouve que FISCHER [3]) ne parle pas encore en 1888 du genre *Clathrella*. Parmi les *Clathrus* et les *Colus*, aucune espèce ne saurait concorder avec la nôtre, et aucune d'ailleurs n'est indiquée pour Java. Il ne cite en fait de *Colus* que *C. hirudinosus* Cavalier et Séchier de la région méditerranéenne et *C. Gardneri* (Berk.) Ed. Fischer de Ceylan.

Le même auteur, dans ses travaux ultérieurs [4], [5], [6]) nous donne certains renseignements que nous discuterons plus loin.

En 1900, FISCHER encore [7]) cite les deux mêmes *Colus* que

---

1) O. PENZIG. *Ueber javanische Phalloideen.* — Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. (XVI). Série 2, vol. I. 1899. P. 133—173.

2) P. HENNINGS. *Fungi monsunenses.* — In Warburg, Monsunia. I. 1900. P. 23.

3) ED. FISCHER. *Sylloge Gasteromycetum.* — In Saccardo, sylloge Fungorum. VII. 1888. P. 1—25.

4) ED. FISCHER. *Versuch einer syst. Uebersicht über die bisher bek. Phalloideen.* — Jahrb. des bot. Garten u. des Mus. zu Berlin. IV. 1886. P. 1.

5) ED. FISCHER. *Untersuchungen zur vergl. Entwicklungsgeschichte u. Syst. der Phalloideen.* — Denkschr. d. schweizerischen naturf. Ges. Bd. 32, I. 1890.

6) ED. FISCHER. *Neue Untersuchungen zur vergl. Entwicklungsgesch. u. Syst. der Phalloideen.* — Denkschr. d. Schw. naturf. Ges. Bd. 33, I. 1893.

7) ED. FISCHER. *Phallineae.* — In Engler et Prantl, Pflanzenfamilien. I. 1**, 1900. P. 276—296. — Nachträge I. 1**, P. 555.

précédemment, et quant au genre *Clathrella*, que nous rencontrons pour la première fois, aucune espèce n'est indiquée pour Java. Des 5 espèces de ce genre, 2 sont réparties en Amérique tropicale, 2 au Cameroun et 1 (*C. pusilla* [Berk.] Ed. Fisch.) en Australie et Nouvelle Calédonie. Mais toutes sont bien caractérisées, et s'éloignent trop de notre *Clathrella Treubii* pour que nous ayons besoin de les discuter ici plus longuement. Parmi les *Colus* je trouve encore *C. Mülleri* Ed. Fischer; il est diagnostiqué brièvement en ces termes: „Uebergangsform zu *Cla-„thrella pusilla*, mit relativ weiten Maschen. — Australien". Et dans les „Nachträge" du même volume, je lis (P. 555): „*Colus Mülleri* „ist besser zu *Clathrella* zu stellen".

Nous verrons ci-après en quoi *Clathrella* (*Colus*) *Mülleri* E. Fischer, *Cl. chrysomycelina* (Möller) Ed. Fischer, *Cl. pusilla* (Berk.) E. Fischer, etc., se rapprochent ou se distinguent de *Cl. Treubii* Bern., et nous discuterons les raisons qui nous ont fait considérer ce dernier comme une nouvelle espèce dont voici la description:

Clathrella Treubii, n. sp.

Ce champignon me paraît assez rare, et c'est pour cette cause, je suppose, que les précédents observateurs ne l'ont pas eu entre les mains; tandis que, dans le courant de l'année, des collecteurs m'apportaient de très nombreux *Dictyophora*, *Simblum*, *Mutinus*, etc., des diverses espèces, je n'ai pu obtenir qu'une dizaine tout au plus de spécimens de ce *Clathrella*, et cependant je l'avais tout spécialement commandé. Les échantillons adultes que l'on m'apportait étaient généralement en très mauvais état, les branches du réceptacle étant d'une fragilité remarquable. Mais quand je recevais des „oeufs" du champignon, je les plaçais sous cloche sur de la ouate humide, le réceptacle, après un temps assez court, sortait de la volve et il m'était loisible alors d'étudier un individu fraîchement développé. Mais la fragilité en était si grande, qu'une heure à peine après l'épanouissement du réceptacle, plusieurs branches étaient déjà cassées. L'échantillon que j'ai fait photographier (Fig. 1) donne un exemple de cette fragilité: le temps d'en faire un croquis rapide et de

le porter au bureau du photographe, suffit déjà pour entraîner la rupture de plusieurs branches. Le fait de cette rapide destruction des individus explique aussi pourquoi cette espèce a échappé jusqu'ici à l'attention des botanistes.

Tous les échantillons que j'ai examinés ont éte récoltés à Buitenzorg ou dans les environs; quant à la station exacte, je n'ai pas toujours pu en obtenir l'indication précise; je puis dire pourtant que la plupart des individus avaient crû dans des endroits ombragés (bois de bambous, par exemple), sur un terrain riche en humus.

Le mycélium de cette jolie espèce est blanc, à peine un peu jaunâtre, formé de filaments très ramifiés et très délicats, qui vont s'épaississant vers l'oeuf, où ils aboutissent, quelquefois au nombre de deux ou trois (Fig. 4). La volve est épaisse, elle est formée d'une enveloppe externe membraneuse, élastique, assez dure, blanche à la base, teintée de gris au sommet; la partie interne est fortement gélifiée. L'oeuf, sphérique ou elliptique, mesure 2—4 cm.

Une coupe de l'oeuf montre les branches plissées, comme chiffonnées du réceptacle, enveloppant la masse noire des spores. A la maturité, la gelée interne de la volve se gonfle, fait éclater la membrane externe, et reste aux bords de l'enveloppe déchirée, facilitant le passage rapide du réceptacle, qui glisse sur cette masse visqueuse, s'étend et s'épanouit en une délicate et fragile petite corbeille aérienne. La hauteur du champignon adulte, y compris la volve, est très variable: elle oscille entre 4 et 11—12 cm., mais en mesure le plus souvent 6—8; dans son diamètre transversal la corbeille compte 4—7 cm.

De la volve sortent les branches du réceptacle, au nombre de 5--8. Elles s'élèvent, plus ou moins verticales, et restent simples sur une longueur de 3—8 cm., selon la forme et la taille de l'individu; puis elles se ramifient: les ramifications s'anastomosent, formant une corbeille grillagée à mailles souvent assez larges, qui limitent une cavité de forme ronde ou ovoïde. A l'intérieur de la volve déchirée, les branches sont pressées plus ou moins fortement les unes contre les autres;

elles s'amincissent vers la base et sont libres jusqu'à leur point de fixation (Fig. 5, 6). Dans aucun cas je n'ai pu constater d'une branche à l'autre des anastomoses, des soudures, permettant de croire à l'existence d'un pédoncule basilaire, même très court, même incomplet; comme je l'ai dit déjà, les branches ne commencent à se ramifier et à s'anastomoser que vers la moitié tout au plus de la hauteur totale de l'individu. Les branches mesurent, un peu au-dessus de la volve, (c'est généralement leur point le plus large) 6—12 mm. Après chaque ramification leur épaisseur diminue un peu, de telle sorte que les mailles apicales sont limitées par des branches de 2—4 mm., selon la grosseur de l'échantillon.

Les branches, c'est facile de le constater sur la photographie et sur les dessins, (Fig. 1, 5, 6), sont creuses, leurs parois sont très minces et très fragiles; en coupe on aperçoit que ce tube n'est pas simple, mais qu'il est divisé en plusieurs chambres dont le nombre diminue à mesure que les branches sont plus voisines du sommet du champignon. Le nombre de ces branches n'est pas considérable; il comprend toujours une chambre plus grande, située du côté interne de la branche; la paroi de cette chambre est tapissée extérieurement par la glèbe dont les spores accumulées forment une couche brune, foncée, comme un vernis visqueux. Sur une coupe, (Fig. 7) et aussi sur les branches elles mêmes quand les spores sont tombées (Fig. 5, 6), on peut voir que cette paroi est munie des arêtes en réseaux qui, chez les Phalloïdées, caractérisent en général la région du réceptacle qui porte la glèbe. A part cette grande chambre, il y a, sur la face de la branche qu'on pourrait appeler la face dorsale, une couche de chambres plus petites, dont le nombre augmente si l'on considère un individu plus grand ou une région plus voisine de la base; j'ai pu compter jusqu'à 11 de ces chambres. Celles-ci, qui ne sont jamais partagées par des cloisons transversales, deviennent plus petites, puis disparaissent l'une après l'autre à mesure qu'on s'approche du sommet, et en fin de compte, les branches apicales les plus fines sont unichambrées: elles ne possédent plus que la grande chambre dont nous parlions

ci-dessus. C'est ce que j'ai représenté (Fig. 7) pour des séries de coupes effectuées à différents niveaux.

Le réceptacle est de couleur vive (Fig. 2), rappelant celle de la viande fraîche; elle est un peu plus claire à la partie externe qu'à la partie interne des branches, et un peu plus claire aussi vers leur base, et notamment dans la région qui reste enclose dans la volve. Les membranes externes sont plissées de rides serrées et fines; les internes et les latérales, c'est à dire celles qui sont tapissées par la glèbe, sont plutôt ondulées, et portent, comme nous venons de le voir, des crêtes anastomosées en réseaux. Sous le microscope, les conidies apparaissent incolores, elliptiques-allongées, et leur contenu est souvent caractérisé par la présence de 1 ou 2 corpuscules réfringents. Les spores mesurent 5—6 μ de longueur et atteignent rarement 2 μ dans leur plus grande largeur.

A part sa couleur et sa forme, la qualité la plus caractéristique de ce champignon est son épouvantable odeur. J'ai pu la comparer avec celle de plusieurs espèces de *Dictyophora*, *Mutinus*, *Simblum*, etc., mais je me suis convaincu que, par la puanteur, aucune de ces Phalloïdées ne se rapproche, même de loin, de notre *Clathrella*. Je ne saurais vraiment à quoi rapporter cette odeur, et je ne trouve rien dans mes souvenirs olfactifs qui me la rappelle. Tandis que chez les autres Phalloïdées, au moins à l'état frais, on peut, en cherchant bien, trouver parmi l'odeur repoussant un mélange de parfums moins désagréables, ici au contraire, dès l'épanouissement du réceptacle, l'air est empesté d'une odeur de viande pourrie agrémentée d'une foule d'autres émanations plus infectes encore, et dont une description ne saurait donner une idée, même approximative.

Voyons maintenant les affinités de cette espèce:

Fischer [1]), (in Engler et Prantl), caractérise comme suit les genres qui peuvent retenir notre attention:

„*Clathrus* Micheli. Das Receptaculum stellt ein hohlkugeliges

---

1) Ed. Fischer *Phallineae* P. 283—285.

„oder eiförmiges Gitter dar, dessen Aeste entweder polygonale „Maschen bilden oder meridional gestellt sind, und an der Basis „frei endigen. Die Aeste nehmen nach oben nicht merklich an „Dicke ab; sie sind sehr dick, im Querschnitte polygonal, und „lassen mehrere Lagen von Kammern erkennen ....

„*Clathrella* Ed. Fischer. Receptaculum länglich-rund, nach „unten meist etwas stielförmig zusammengezogen. Gitteräste „zart, aus 1—2 Lagen von Kammern bestehend, deren Wände „auch nach der Receptaculumstreckung etwas gefältet bleiben... „Sporenmasse bei der Reife an den Ecken der Gittermaschen „in kleinen Häufchen ansitzend (ob bei allen Arten?). — Diese „Gattung ist durch ganz allmähliche Uebergänge mit *Colus* „verbunden".

„*Colus* Cavalier et Séchier. Receptaculum mit kurzem oder „verlängertem, hohlröhrigem Stiele....

On voit donc que ce dernier genre, par la présence constante et caractéristique de son pédoncule, est en dehors de la discussion.

Quant aux *Clathrus*, notre type s'en rapproche par ses branches libres jusqu'à la base; mais comme il s'en distingue sur la plupart des autres points, et comme d'autre part, ses caractères concordent dans leurs grandes lignes avec la description de *Clathrella*, il m'a semblé plus exact de le placer dans ce dernier genre. Que les branches ne soient pas réunies à la base, cela ne doit pas nous arrêter longuement; ce caractère en effet, n'est pas absolu, cela ressort du texte et des figures de Fischer, et *Clathrella* montre de grandes variations à cet égard: tandis que *Cl. chrysomycelina* (Möll) A. Fisch. a un tube toujours présent, mais de dimensions variables, et que *Cl.* (*Colus*) *Mülleri* Ed. Fischer, par son tube basilaire plus ou moins long, établit un passage des *Clathrella* aux *Colus*, nous voyons au contraire que *Cl. pusilla* (Berk.) E. Fischer par exemple, longtemps admis d'ailleurs comme un *Clathrus*, n'a pas ses branches réunies en un tube à la base de son réceptacle.

Passons maintenant une revue rapide des espèces près desquelles il faut ranger *Cl. Treubii*.

Clathrus cancellatus Tournef., au moins dans certaines de ses

formes (fa. *typica* par exemple) se rapproche un peu de notre type par ses dimensions, son réceptacle grillagé à mailles polygonales, et l'absence d'un pédoncule; mais ses branches sont trop épaisses, ne diminuent pas d'épaisseur vers le sommet, et possèdent dans leur intérieur plusieurs couches de chambres, tous caractères qui doivent nous faire rejeter une proche parenté. Ce *Clathrus*, très répandu, a été signalé non seulement en Europe, en Afrique et en Amérique, mais aussi à Ceylan et dans les Indes Anglaises. Cependant, je dois relever le fait que, pour ces dernières stations, FISCHER [1, 2]) dit: les formes rencontrées nécessitent des observations ultérieures qui nous apprendront si elles ont été à tort ou à raison placées dans cette espèce. Ces formes devront elles être dans la suite rapprochées du type qui nous occupe? Je n'ai vu ni les échantillons ni des descriptions suffisantes pour me permettre de décider cette question.

Parmi les *Clathrella*, *Cl. pusilla* (Berk.) E. Fischer, d'Australie, qui, par certains points, se rapproche de *Cl. Treubii*, s'en éloigne par d'autres détails; ses plus faibles dimensions et surtout sa forme générale avec ses deux étages de mailles: de petites, grillagées dans la partie inférieure qui reste incluse dans la volve, et de plus grandes dans la région supérieure, verticales, aériennes. Les figures d'ailleurs (FISCHER in Engler et Prantl) ne laissent subsister aucun doute et ne sauraient autoriser un rapprochement intime entre les deux espèces. *Cl. chrysomycelina* (Möll.) E. Fischer, se rapproche par sa forme générale de *Cl. Treubii*, mais s'en éloigne par le tube basilaire bien net, par la couleur du réceptacle et par l'accumulation des spores en petites masses aux angles des mailles.

J'arrive maintenant à l'espèce qui me paraît la plus voisine: *Clathrella Mülleri* Ed. Fischer.

ED. FISCHER a décrit cette espèce comme suit, sous le nom de *Colus Mülleri* [3]): „Gitterig, mit Stiel. — Oberer gitteriger Teil des „Receptaculums ganz von Gleba bedeckt; Stiel ohne

1) ED. FISCHER. — *Untersuchungen* etc.
2) ED. FISCHER. — *Neue Untersuchungen* etc.
3) ED. FISCHER. — *Untersuchungen* etc. p. 43.

„Gleba. Aeste nur in den oberen Teilen einfach hohl, unten „mehrkammerig". Et plus loin [1]): „Untere Maschen des Gitters vertical verlängert, „obere Maschen weit". Plus loin encore dans la description détaillée de l'espèce [2]): „Gitteriger Teil vom Stiele nicht abgesetzt; letzterer kurz". La Fig. 38, Pl. V, de ce type d'Australie rappelle d'assez près, sauf la présence du pédoncule, notre type de Java. J'ai hésité d'abord à séparer ces deux formes; je supposais un peu que ce pédoncule était sans importance, qu'il avait peut-être été dessiné par erreur, par suite du mauvais état de conservation de l'individu unique et desséché que Fischer avait ou à sa disposition. Mais plus tard [3]), cet auteur a pu examiner plusieurs exemplaires dont il donne la description, et qui possédaient toujours un pédoncule, plus ou moins long il est vrai, mais en tous cas constant, tandis qu'au contraire tous les échantillons de l'espèce javanaise que j'ai eus entre les mains ne possédaient jamais trace de pédoncule.

La constance de ces caractères devait m'autoriser déjà à séparer les deux epèces qui s'éloignent encore sur d'autres points: la dimension générale de *Cl. Mülleri* ne me paraît guère depasser 6 cm. de hauteur, tandis que *Cl. Treubii* peut atteindre jusqu'à 12 cm.; ensuite, les spores du premier sont plus largement elliptiques (5 μ sur 2—3) que celles du second (5—6 μ de longueur sur $1^1/_2$, rarement, 2, de largeur). Les mailles de la région grillagée sont plus nombreuses chez *Cl. Mülleri*, enfin la couleur est un peu différente: elle est en général plus pâle chez *Cl. Mülleri*, et notamment dans la région du pédoncule qui'à l'état frais, dit Fischer, est blanc.

Par contre, le nombre et les dimensions des branches émanées de la volve, leurs rides, etc., concordent assez exactement chez les deux espèces. Dans ses „Neue Untersuchungen", Fischer dit avoir constaté plusieurs formes établissant des passages entre *Clathrella* (*Clathrus*) *pusilla* (Berk.) E. Fisch., *Clathrella* (*Colus*) *Mülleri* Ed. Fisch., et *Anthurus Müllerianus* Kalchbr. De la description de tous ces échantillons il ressort, comme nous

1) Ibid. P. 50. 2) Ibid. P. 61.

3) Ed. Fischer. — *Neue Untersuchungen* etc.

l'avons vu, que si le nombre des bras et des mailles, la grandeur de l'individu, etc. sont des caractères éminemment variables, la présence du pied est constante, quoique de dimensions très différentes selon les échantillons (il peut ne mesurer que ½—1 cm. de hauteur). Tous les exemplaires en question provenaient d'Australie: „Oberer Murrayfluss, Burnetts district (Queensland), Gippsland, Brisbane, Moonau Brooh (N. S. Wales), etc.".

Je dois encore citer *Hennings* [1]) qui décrit en ces termes une Phalloïdée: „*Laternea? pentactina* Henn. et Nym. n. sp.? — „Java, Hort. bogor. Bambuswald auf Erde (Leg. E. Nyman, „N°. 20). — Aus einer weissen häutigen mit graubraunen „Flöckchen besetzten Volva, erheben sich fünf, zum Teil ver„schieden lange, fast cylindrische oder dreieckige, knitterig ge„runzelte, carminrote, am Grunde verbundene, bei vorliegendem „Exemplar nach oben freie Säulen, welche 4—5 cm lang, 6—8 „mm dick, an der Spitze runzelig gefaltet und gebogen sind, „und eine schiefe Öffnung zeigen. Wahrscheinlich sind die Arme „an der Spitze im normalen Zustande miteinander verbunden. — „Mit bekannten Arten lässt sich die vorliegende nicht vereinigen. „Es muss genauerer Untersuchung vorbehalten bleiben ob dieser „Pilz wirklich zu *Laternea* gehört".

Autant qu'on peut le dire en se basant sur une description aussi incomplète, établie d'après un matériel insuffisant, notre *Cl. Treubii* n'a rien à voir avec cette espèce: les dimensions des branches et leur réunion basilaire s'opposent à ce rapprochement. Comme Penzig, qui cite également cette description, je ne saurais me prononcer sur les affinités de ce *Laternea (?) pentactina* avant d'en avoir vu des échantillons ou tout au moins des figures démonstratives.

Par contre Hennings parle d'un autre type récolté par Nyman et qui pourrait être un débris informe de notre *Cl. Treubii*; il en donne une description très sommaire, et vu l'insuffisance du matériel, ne saurait lui attribuer une dénomination. Il s'exprime

---

1) P. Hennings. — *Fungi*, in Warburg Monsunia.

comme suit: „Bei einem von E. NYMAN am gleichen Orte gesammelten Pilze, von welchem aber nur eine Federskizze vorliegt, gehen aus der Volva zwei etwa 4 cm hohe, 5 mm dicke „Stiele hervor, welche nach oben je 3 oder 4 Zweige tragen, „die an der Spitze dichotom verzweigt, netzförmig miteinander „verbunden sind".

De toutes les considérations qui précèdent je me crois en droit de regarder comme une nouvelle espèce ce *Clathrella* dont je résume brièvement la description dans la diagnose suivante:

Clathrella Treubii Bern. Mycélium blanc, volve blanche un peu grisâtre au sommet (3—4 cm.), membraneuse extérieurement, gélatineuse intèrieurement. Réceptacle rouge vif, odeur repoussante de viande pourrie (5—12 cm. de hauteur); 5—8 branches libres jusqu'à la base, ramifiées et anastomosées au sommet en un grillage de mailles irrégulières, polygonales, généralement assez grandes, tapissées intérieurement de la glèbe brune, foncée. Les branches sont creuses, à membranes très minces et fragiles, et sont partagées intérieurement par des cloisons verticales en quelques chambres de différentes grandeurs dont le nombre et les dimensions diminuent à mesure que l'on s'approche du sommet du réceptacle. Les branches apicales finissent même par être unichambrées. Spores allongées-elliptiques, incolores par transparence sous le microscope, 5—6 μ de long, $1\frac{1}{2}$—2 μ de large.

Hab.: Buitenzorg (Java), dans les lieux ombragés, riches en humus. Plus spécialement dans le jardin botanique (bois de bambous).

Buitenzorg, 6 Mai 1906.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHES XXVII.

Fig. 1. Photographie d'un exemplaire moyen (Grandeur naturelle). (M. Huysmans, photographe de l'institut de Buitenzorg a bien voulu me tirer ce cliché).

PLANCHES XXVIII.

Fig. 2. Dessin d'un exemplaire plus petit, montrant les couleurs approximatives de ce champignon, la volve, le réceptacle, la glèbe, etc. (Grandeur naturelle).

Fig. 3. Le même individu, vu sur la face opposée. (Grandeur naturelle).

Fig. 4. Un exemplaire plus considérable. (Grandeur naturelle).

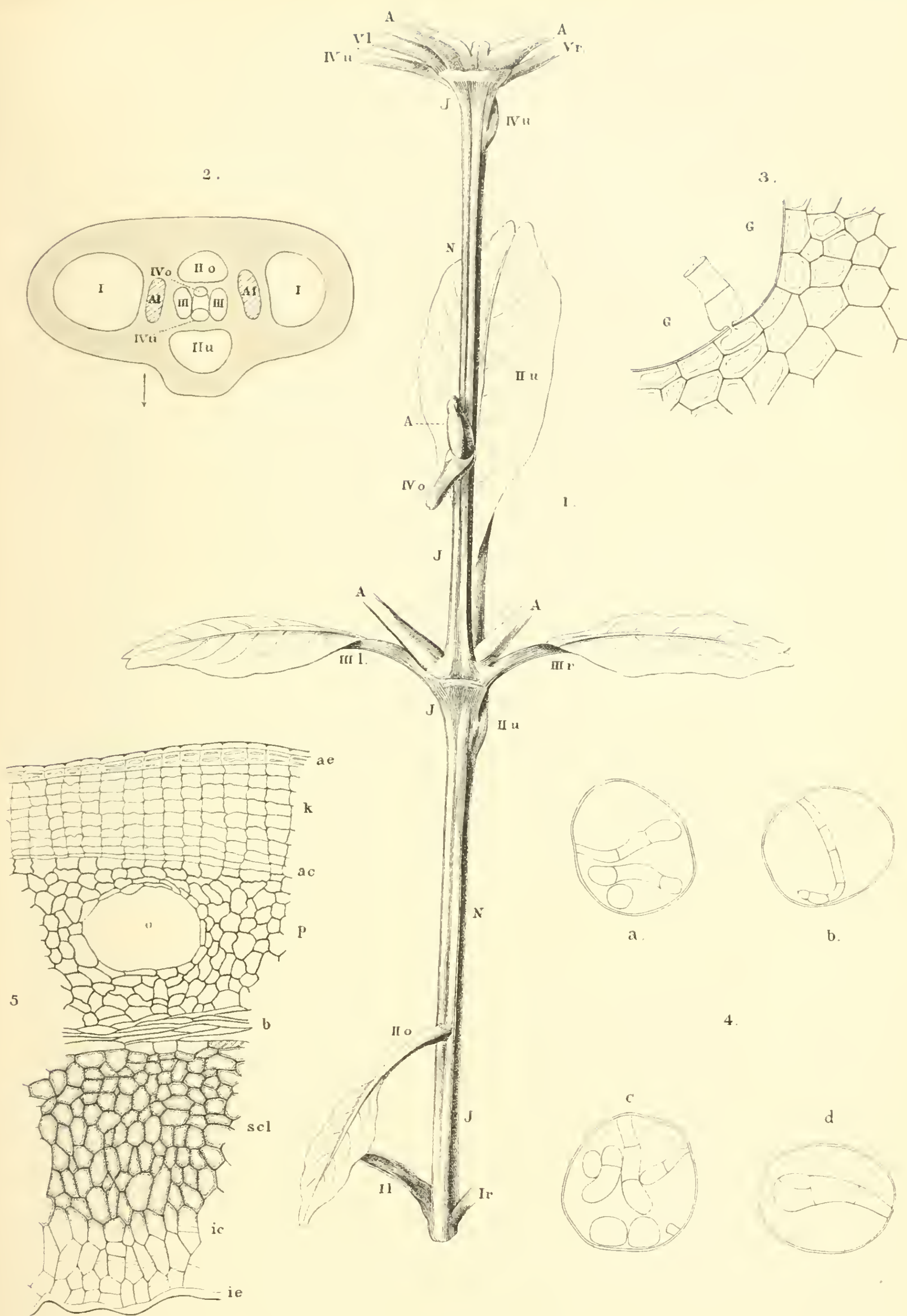
PLANCHES XXIX.

Fig. 5. Un grand échantillon ouvert, pour montrer les branches libres jusqu'à la base à l'intérieur de la volve. On aperçoit les membranes ondulées ou plissées des branches, creuses, et les crêtes anastomosées de la région qui portait la glèbe ($^3/_4$ Grandeur naturelle).

Fig. 6. Un exemplaire moyen, trés endommagé, montrant les branches creuses, libres jusqu'à la base dans la volve ouverte. (Grandeur naturelle).

Fig. 7. Séries de coupes effectuées dans les branches: à gauche: trois coupes de la partie inférieure d'une grosse branche; chambres assez nombreuses (12—6). Cette grosse branche s'étant ramifiée, les coupes suivantes montrent la diminution progressive en grandeur et en nombre des chambres qui finissent par disparaître au sommet. — A droite: coupes à travers deux branches d'un exemplaire plus petit; mêmes observations. (Grandeur naturelle).

Fig. 8. Spores elliptiques-allongées, 5—6 μ de long, $1^1/_2$—2 μ de large. (Gross. près de 1000 fois).



Winkler del. P.W.M. Trap impr. A.J.J. Wendel lith.

Fig. 1.

Fig. 2.

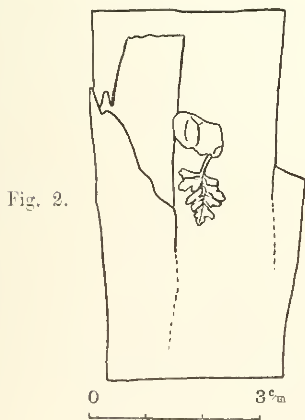


Fig. 3.




2
3
1
4









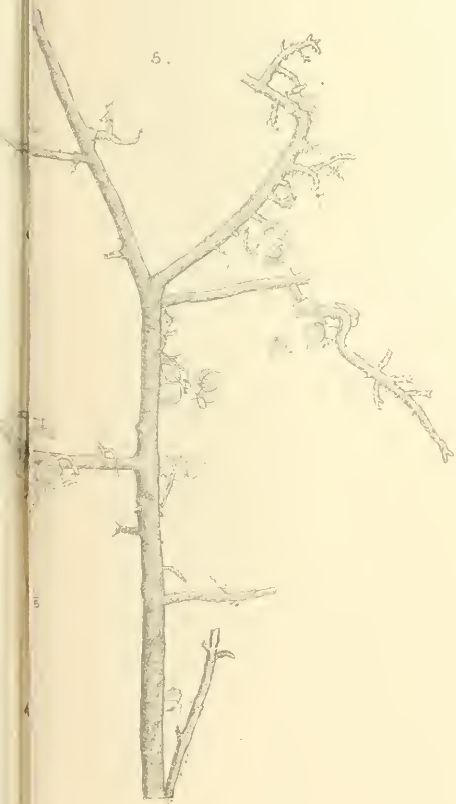



2
1


1.
2.
$\frac{1}{17}$
4
$\frac{1}{15}$

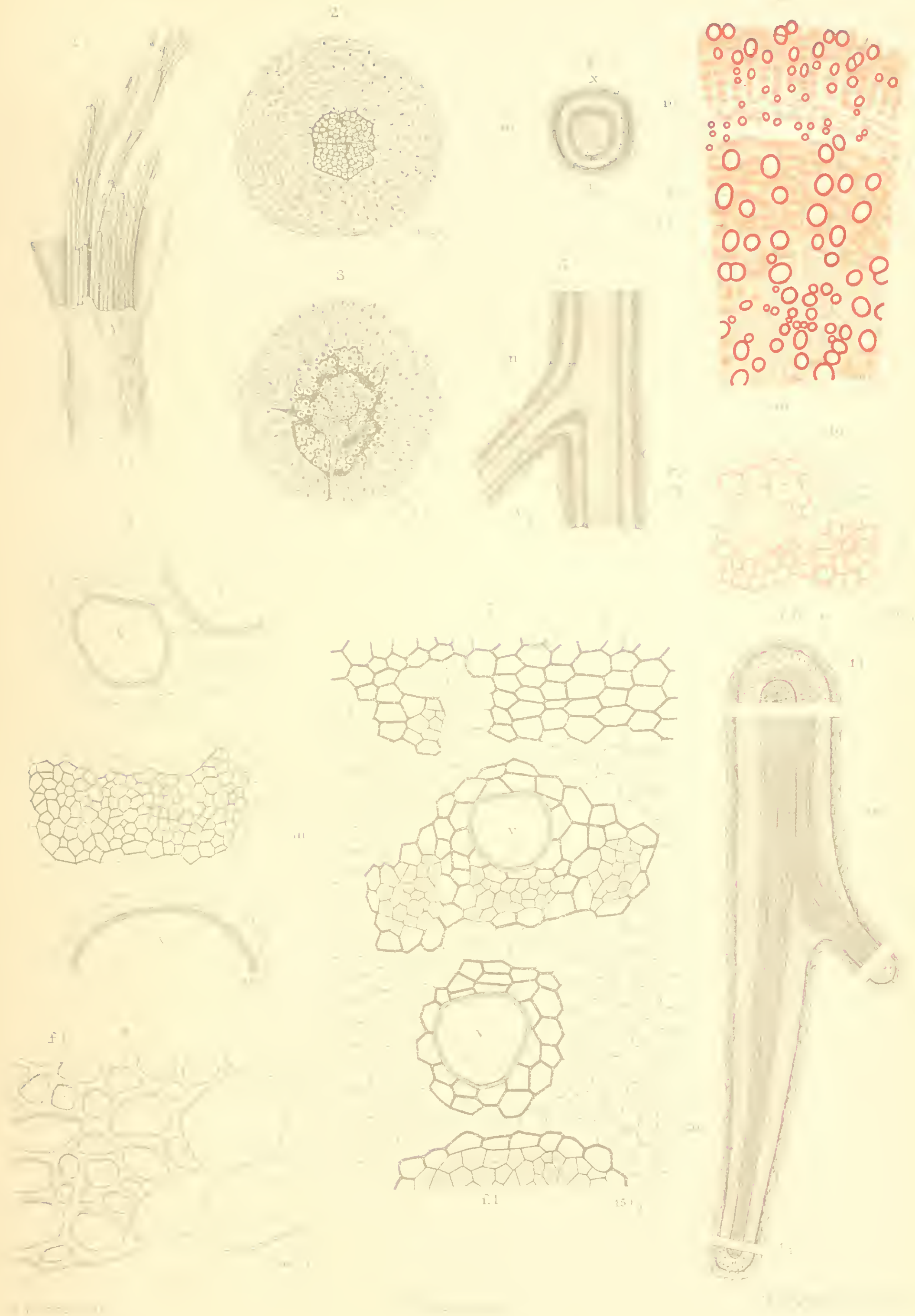








P. W. M. Trap impr.



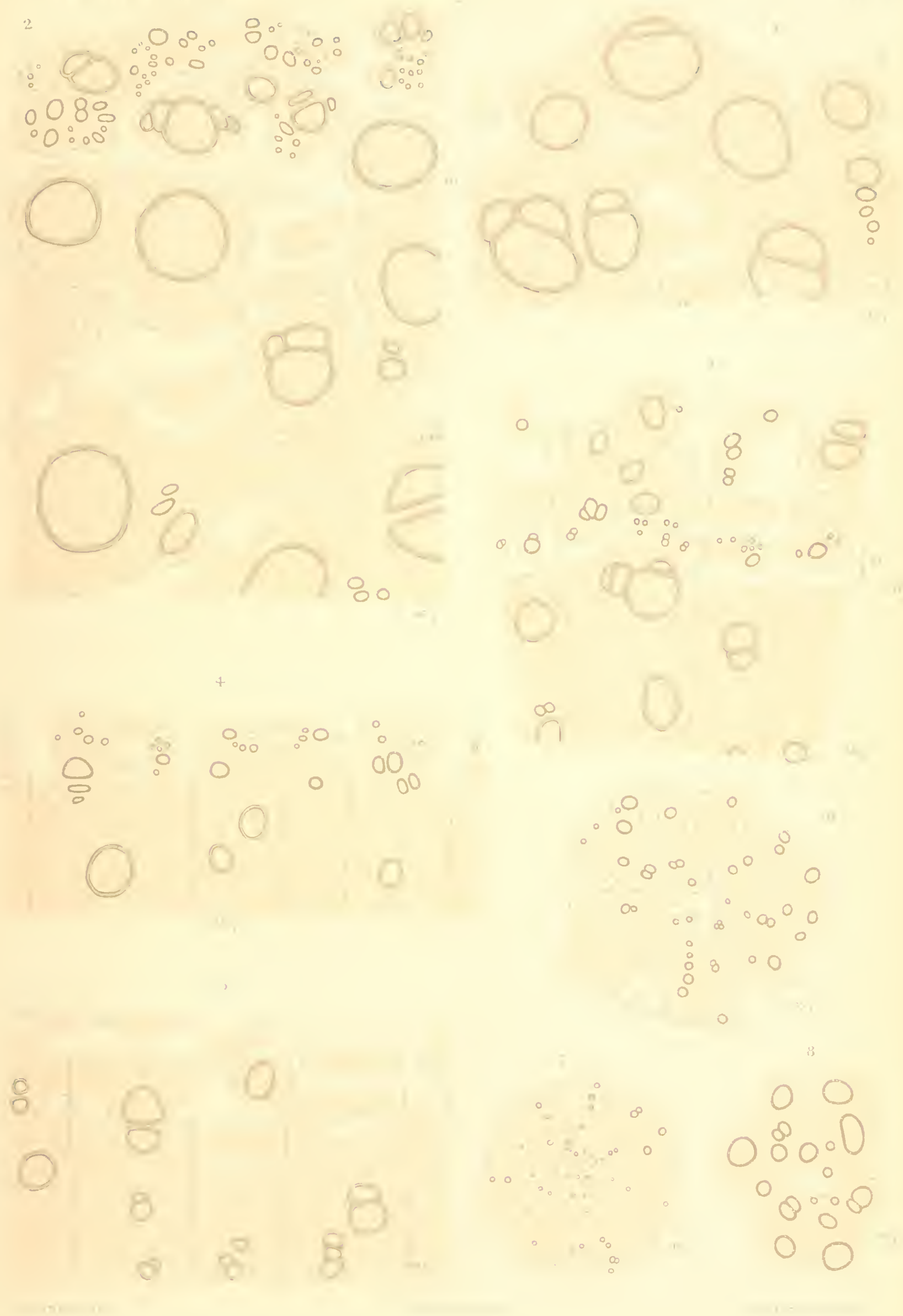
1

2.

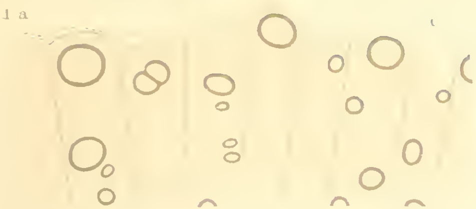
4.

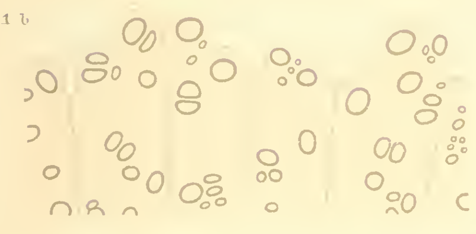
6.

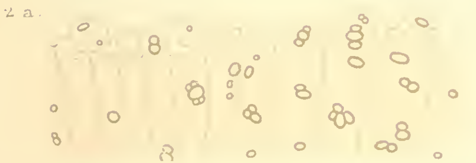
8.

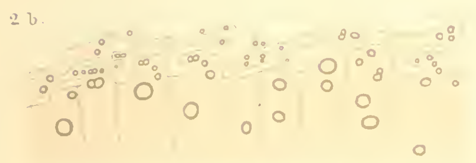


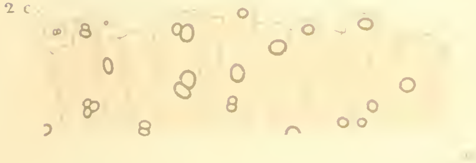


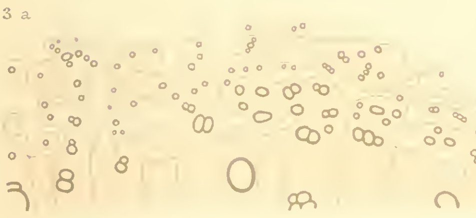
1 a


1 b


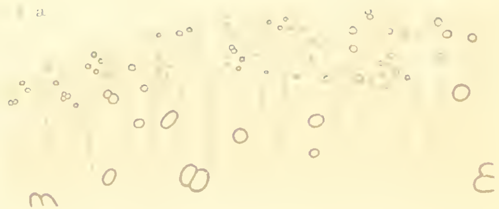
2 a.


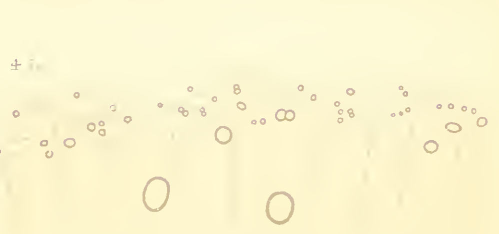
2 b.


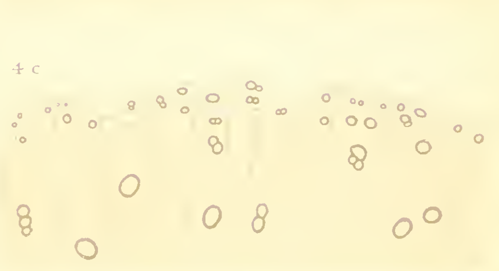
2 c.


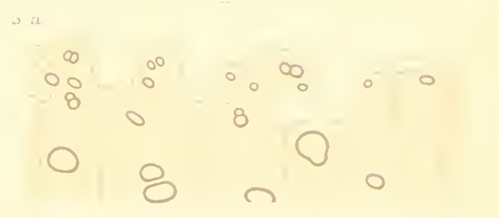
3 a


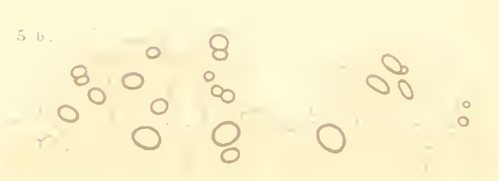
3 b.


4 a


4 b


4 c


5 a


5 b.


5 c.






a.

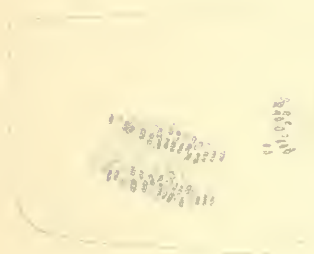


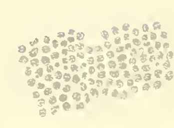
b.

Phot. R. VEENHOFF, Bot. Inst. Groningen.



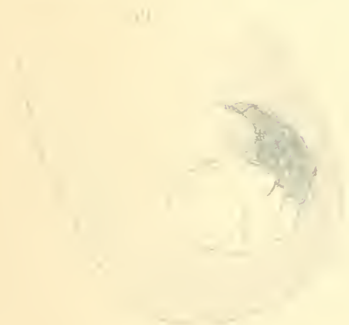








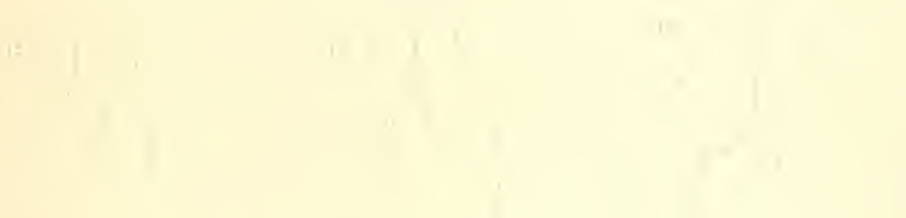






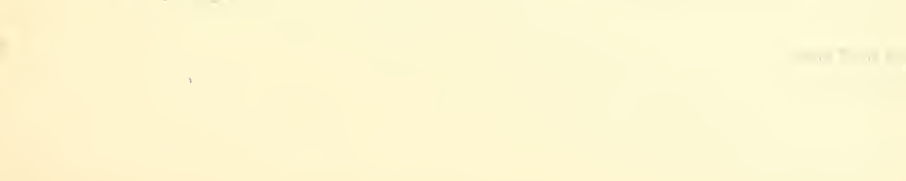


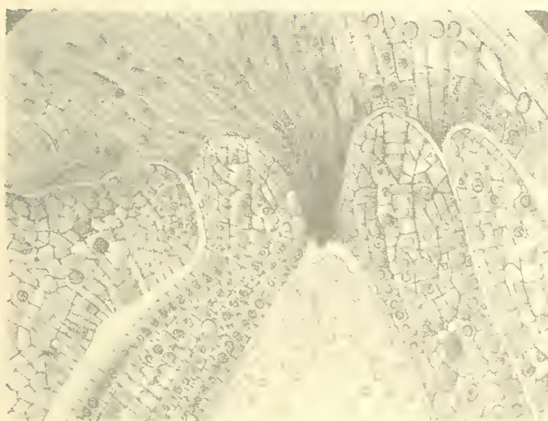










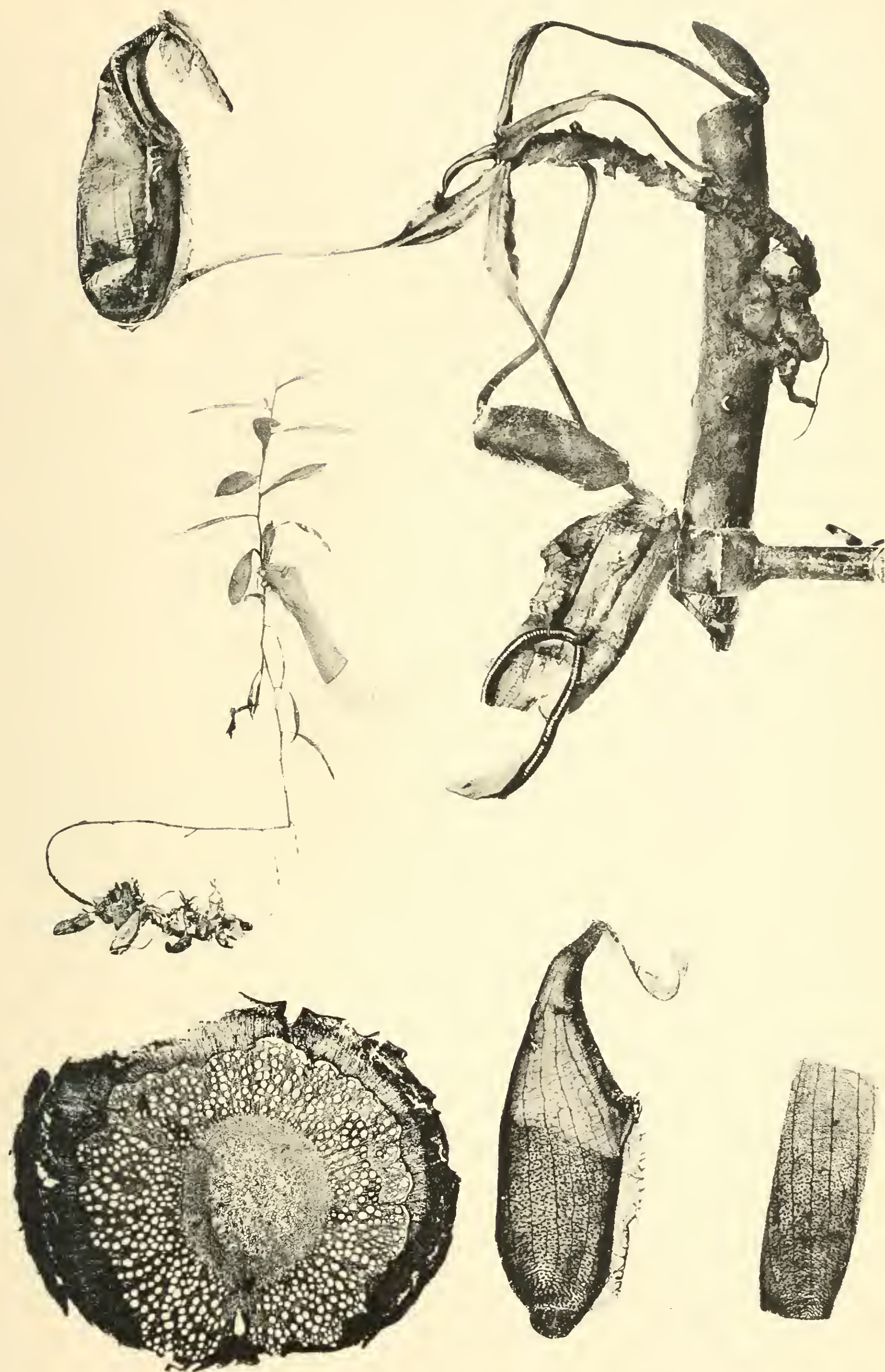




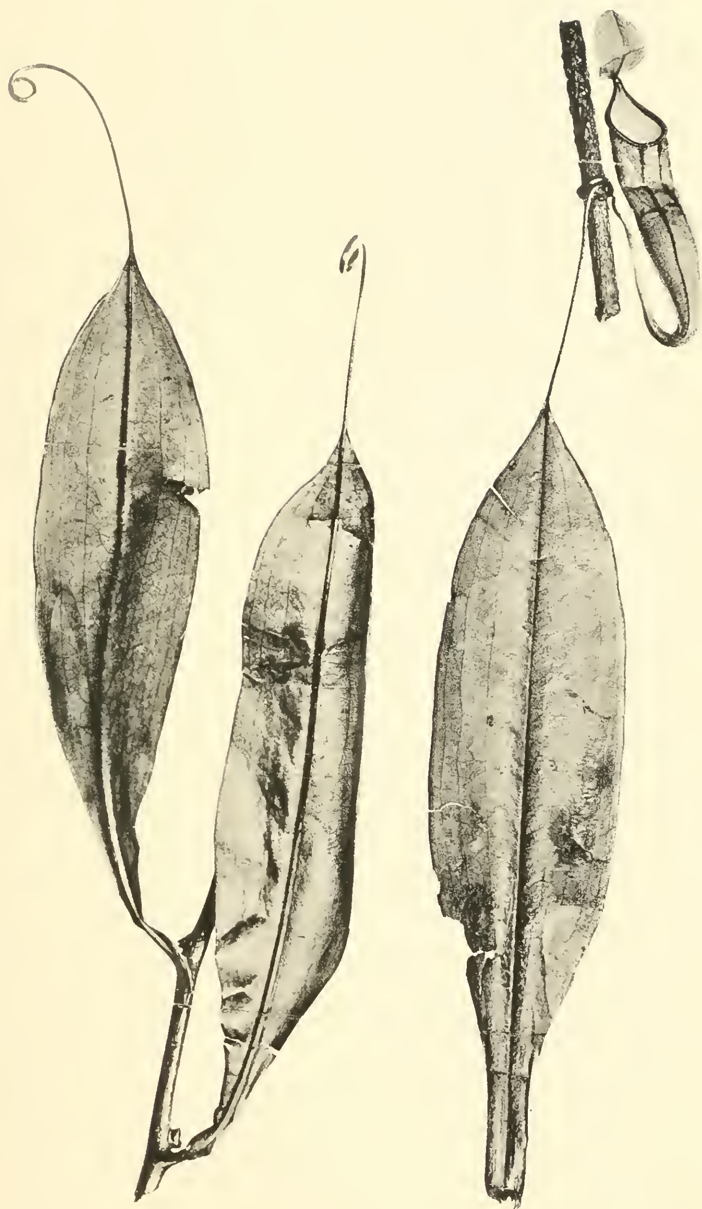




L. VAN LEER & Co. Imp



L. VAN LEER & Co.
Impr.



L. VAN LEER & Co.
Impr.

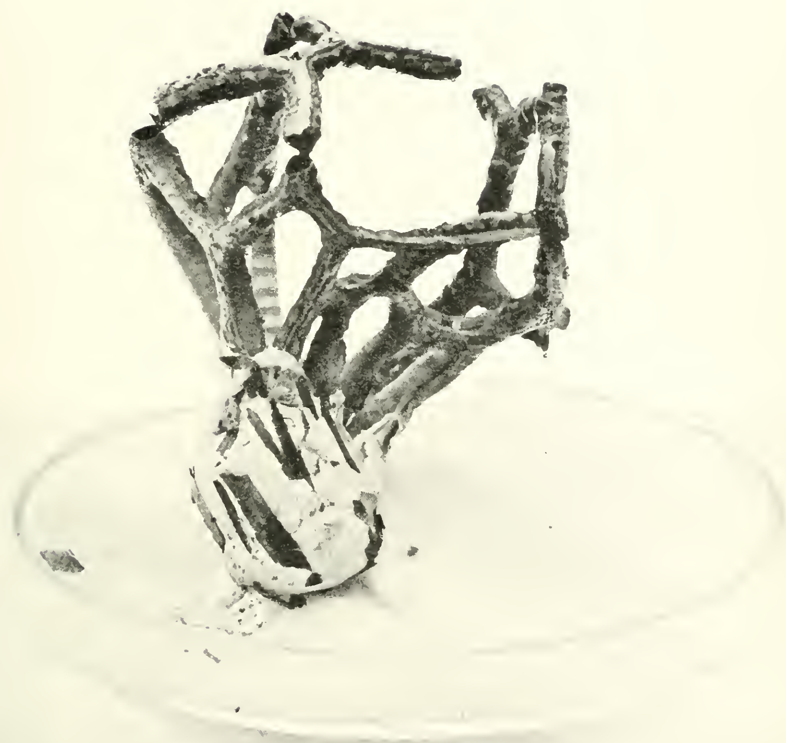


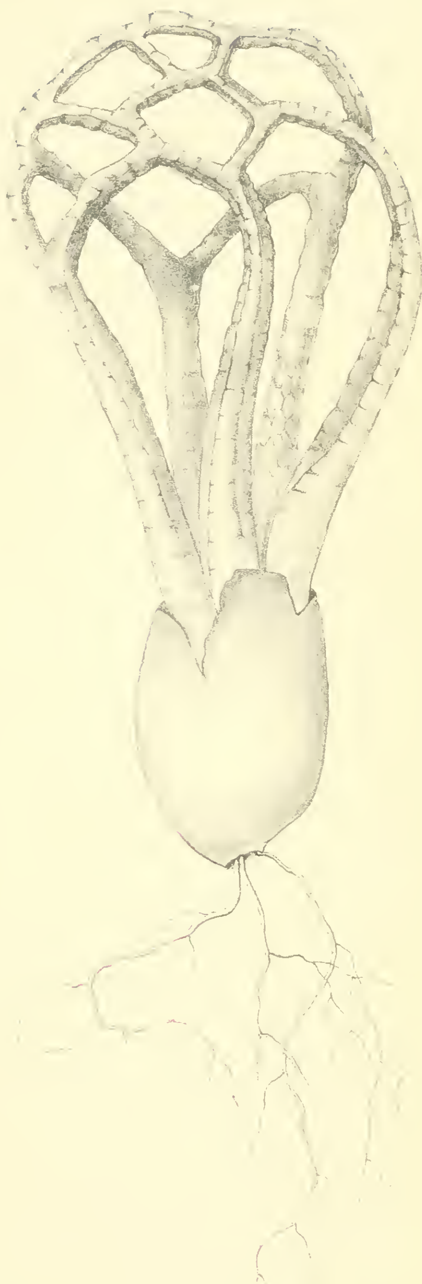
Fig. 1.

Huysmans phot.

2



4



3



Bernard ad nat. del

Firma P W M Trap impr

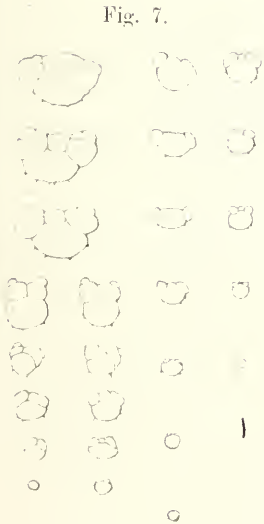


Fig. 6.



Fig. 8.

Fig. 7.



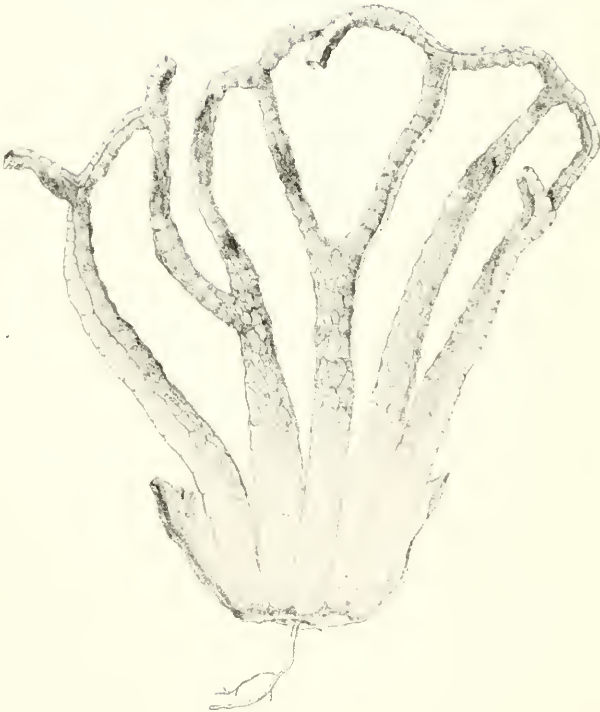


Fig. 5.

Bernard, ad nat. del.